

De tere dunschaal *Abra tenuis* (Montagu, 1803) levend in de voorhaven van Zeebrugge; met beschouwingen over haar schelpkenmerken, verspreiding, ecologie en biologie

Emmanuel Dumoulin

Inleiding en situering van het gebied

Tijdens een excursie op 1/9/98 in de voorhaven te Zeebrugge ontdekte ik in het Containerdok talrijke verse doubletjes (vaak met gedroogde vleesresten) van de tere dunschaal *Abra tenuis*. De schelpjes lagen in turfbankjes aangespoeld in het hoog mediolitoraal van de slikke. Op latere data (13/9, 20/9, 21/9, 23/9 en 25/9) werd uitgebreid naar de soort gezocht en vond ik ze zeer talrijk in de vloedlijn van het zuidelijk deel van het dok en verder op veel plaatsen verspreid op de slikke.

Het Containerdok is gelegen in het noordwestelijk gedeelte van het voorhaven-gebied van Zeebrugge. Via de havengeul staat het dok in NNW-richting in directe verbinding met de zee. Slechts ten zuidoosten is het dok voorzien van kaaimuren; het overige deel, bestaande uit een ondiepe baai, is met uitzondering van het puinstorten langs de noordoever voorlopig nog niet geëxploiteerd. Door het vele jaren braak liggen en het vrij spel van de getijdenwerking is een wad-systeem kunnen ontstaan van variërend zandige tot zuiver slibhoudende slikke, doortrokken met getijdengeultjes. Op diverse plaatsen is de slikke begroeid met darmwier *Enteromorpha compressa*. In het zuiden tot het zuidwesten wordt het grensgebied slikke-opgespoten terrein gekarakteriseerd door de aanwezigheid van langarige zeekraal *Salicornia procumbens* en schorrenkruid *Suaeda maritima*. Bij vloedtij is er aanvoer van zeewater, terwijl bij ebbe zoetwater-influx vanuit de afwateringskanalen (van Zelzate en Schipdonk) kan plaatsgrijpen. De aanvoer van brakwater uit de achterhaven en het Boudewijnkanaal is waarschijnlijk miniem omdat dit slechts kan gebeuren door het in bedrijf zijn van twee zeesluizen (P. Vandammesluis en Visart-zeesluis).

De vaststelling van de soort te Zeebrugge is interessant omdat het mogelijk de enige vindplaats langs de Belgische kust is. Vroeger onderzoek (midden jaren '80) naar mollusken in de IJzermonding en Het Zwin leverde nooit *A. tenuis* op. In de lijst van Backeljau (1986) staat de soort ook als " ? " voor België. Of het schelpje in het recente verleden (eind vorige - begin deze eeuw) nog langs onze kust voorkwam is niet bekend.

De klassieke verwisseling van *A. tenuis* met jonge platte slijkgapers *Scrobicularia plana* maakt dat de soort ook over het hoofd kan gezien zijn. In historische tijden (vroeg Middeleeuwen, 5^e eeuw - begin Moderne tijden, eerste helft 19^e eeuw) moet *A. tenuis* bij ons plaatselijk wel talrijk geleefd hebben. Getuige hiervan is het algemeen voorkomen van de soort (subfossiel) in 'moderne' lagunair-estuariene afzettingen te Oostende, rond Middelkerke en Snaaskerke (Kerckhof, 1995; persoonlijke mededeling).

Schelpkenmerken

Zojuist werd al gealludeerd op de mogelijke verwarring tussen *A. tenuis* en jonge *S. plana*. Dit geldt voornamelijk voor zeer juveniele specimens en voor kleine schelpfragmenten van plaatsen waar beide soorten samen voorkomen. Indien het algemeen uiterlijk van de schelp nog twijfels overlaat, dan kan het bekijken van het slot uitsluitsel geven. De kenmerken hiervan worden in tabel 1 samengevat en in figuur 1, 2 en 3 afgebeeld.

slotkenmerken	<i>Abra tenuis</i>	<i>Scrobicularia plana</i>
linkerklep	1 grote cardinale tand; 1 klein cardinaal tandje boven de resilifer weinig ontwikkelde laterale tanden (± slechts verdikkingen van de bovenrand)	1 cardinale tand geen laterale tanden
rechterklep	2 kleine cardinale tanden 2 laterale tanden	2 cardinale tanden geen laterale tanden
resilifer	smaller bij <i>A. tenuis</i>	
ligamentdrager	breder bij <i>A. tenuis</i>	

Tabel 1 : slotkenmerken van *Abra tenuis* en *Scrobicularia plana*

Fig. 1

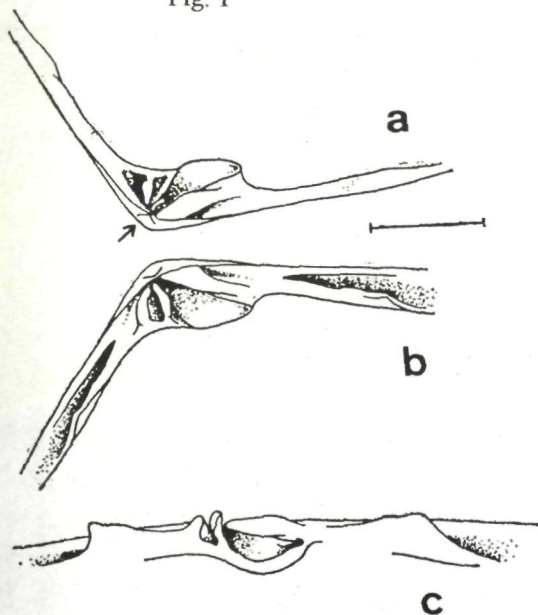
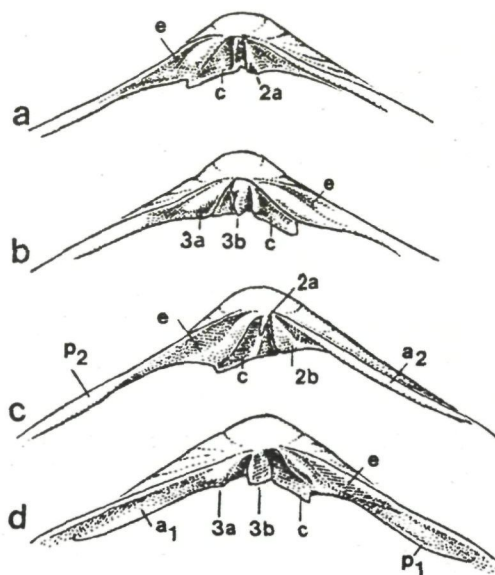


Fig. 2

Fig. 1 : *A. tenuis*

a=linkerklep. b=rechterklep (vooraanzicht)
c=rechterklep (zijaanzicht)
(naar Glémarec, 1964) (maatstreepje = 1 mm)

Fig. 2 : *S. plana* a) linkerklep, b) rechterklep

A. tenuis c) linkerklep, d) rechterklep

e=ligamentdrager; c=resilifer; 2a,b. 3a,b=cardinale tanden
a1, a2=voorste laterale tanden; p1, p2=achterste laterale tanden
(naar Raven, 1979) (x 59)

Fig. 3 : *A. tenuis* (x 2)

(naar van Benthem Jutting, 1943)



In het kort kunnen we stellen : heeft het schelpje geen laterale tanden dan is het *S. plana*. Zoals Raven (1979) schrijft wordt het kleine cardinale tandje in de linkerklep van *A. tenuis* inderdaad nooit in de literatuur vermeld. In de tekening van het slot bij Glémarec (1964) kan dit tandje nochtans gezien worden (fig. 1a), zonder dat daar in de tekst evenwel naar verwezen wordt. Probleem met dit tandje is dat bij het openen van de klepjes en het verwijderen van het inwendig ligament het gemakkelijk afbreekt.

S. plana is over het algemeen mooi wit van kleur, terwijl *A. tenuis* veeleer vuil-wit is. Bij deze laatste is het periostracum langs de rand van de schelp en vooral aan het vooreinde meestal roestbruin gekleurd. Waarschijnlijk is dit aanslag van ijzeroxide als gevolg van een chemische reactie met het sediment. Bij *S. plana* komt dit in veel mindere mate voor. Schelpjes van *A. tenuis* die al een tijdje in de vloedlijn liggen hebben vaak een kalkachtig uitzicht. Dit komt doordat het periostracum is geërodeerd en de onderliggende prismalaag (die vooral bestaat uit calciumcarbonaat) bloot komt te liggen. Waarschijnlijk treedt slijtage bij deze soort al vlug en ingrijpend op. *S. plana* is platter en ovaler van vorm dan *A. tenuis*, dit laatste is te wijten aan de minder sterk uitstekende top van de schelp. *A. tenuis* heeft een iets hoekiger aspect omwille van de meer uitstekende top en doordat de voorrand over een korte afstand lichtjes geknot is. Bovenstaande kenmerken zijn verzameld uit van Benthem Jutting (1943), Glémarec (1964), Tebble (1976), Raven (1979) en Janssen *et al.* (1984), aangevuld met eigen waarnemingen.

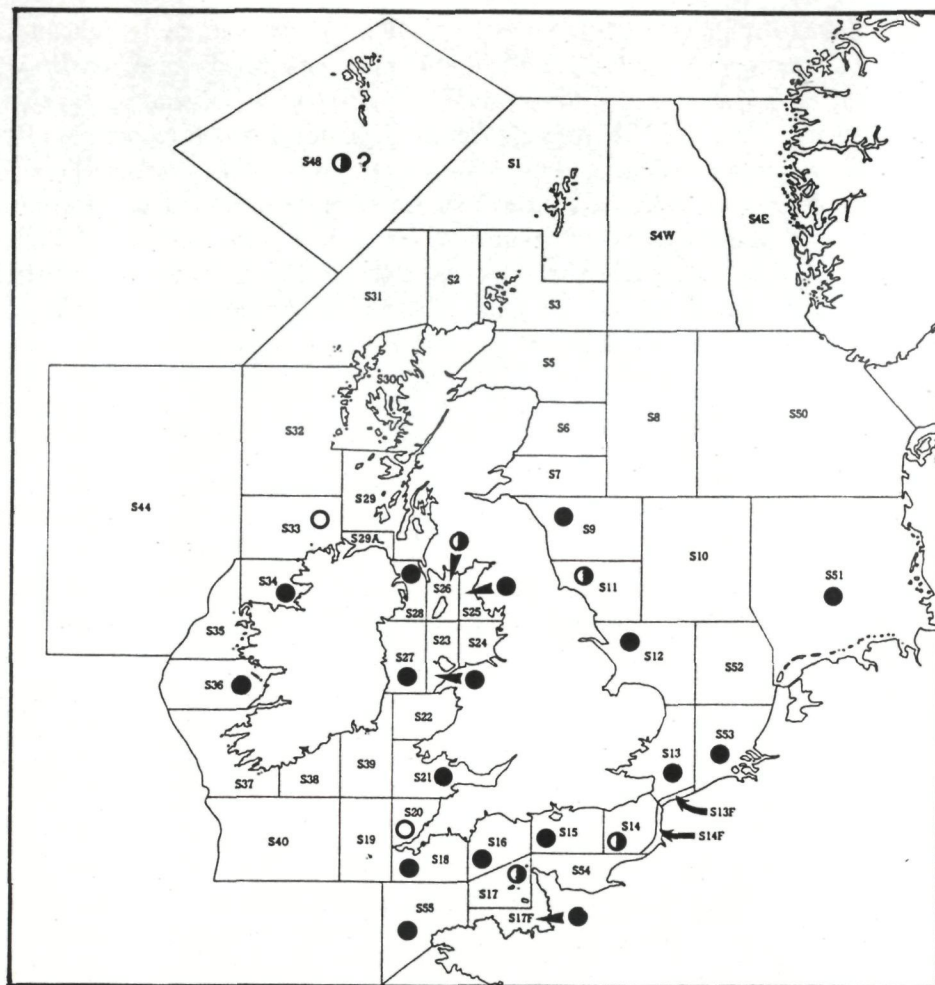
De maximum lengte van *A. tenuis* moet ergens in de buurt van 13 mm liggen (Tebble, 1976; de Boer & de Bruyne, 1991), een afmeting die waarschijnlijk overeenkomt met deze van uitzonderlijk grote tweedejaars exemplaren. Van Benthem Jutting (1943) geeft $\pm 8-10$ mm voor Nederlandse specimens. Gibbs (1984) noteert een max. lengte van 6-7 mm voor exemplaren uit het Plym estuarium (Devon, ZW-Engeland) en 8 mm (enkele van ± 9 mm) voor deze uit de Herbury Bay (The Fleet, Dorset, ZW-Engeland). Bij de specimens van een wad nabij de monding van de Gironde (Le Verdon, Franse Atlantische kust) stelde Bachelet (1989) een max. lengte van 5-8 mm vast. Het materiaal van Zeebrugge bleef steeds kleiner dan 1 cm. De maxima van een uit de vloedlijn handgeraapte verzameling bedragen : 2 exemplaren van $\pm 9,60$ mm, 1 van $\pm 9,75$ mm. Het overige deel van de grootste specimens valt binnen de $\pm 8-9$ mm grenzen. De door van Benthem Jutting vooropgestelde klasse-grootte komt blijkbaar goed overeen met de gemiddeld grootste schelpen uit de Zuidelijke Noordzee.

Geografische verspreiding

Tebble (1976) schetst het voorkomen in Europa en Noord-Afrika. Voor Engeland geeft hij meer gespecificeerde data : Kanaaleilanden, zuid- en oostkust tot Northumberland; het eiland Man aan de westkust, sporadisch tot in Schotland. Van een verder optreden in de Noordzee wordt geen gewag gemaakt. Als zuidelijk verspreidingsareaal geldt de Atlantische kust tot Zuid-Spanje, de Middellandse Zee en verder langs de Westafrikaanse kust van Marokko tot Mauritanië. Glémarec (1964) noemt *A. tenuis* een lusitanische soort, ontbrekend in het noorden van Engeland. De vraag is in hoeverre de gegevens uit de Zuidelijke Noordzee van bijvoorbeeld van Regteren Altena (1937) en van Benthem Jutting (1943) bij Glémarec en Tebble bekend waren (taalbarrière?). Omtrent het voorkomen in de Middellandse Zee en NW-Afrika meen ik dat daar de biotopen waar 'normaal' *A. tenuis* zou leven voornamelijk ingenomen worden door haar zuidelijke aanverwant *Abra ovata* (vgl. Mars, 1966). In verband met de noordelijke verspreidingsgrens is evenwel een en ander aan de hand; we overlopen het relaas.

Langs de continentale Noordzeekust is *A. tenuis*, voor zover de literatuur accuraat is, op het eerste zicht niet vastgesteld verder dan de Nederlandse Waddeneilanden : ze ontbreekt in de Deense lijst van Jensen & Knudsen (1995), en Høisæter (1986) noteert ze ook niet voor Noorwegen en aangrenzende gebieden (verwijst enkel naar Engelse gegevens). Haas (1926) vermeldt de soort van Helgoland en Streseman (1970) noteert ze voor de Duitse Bocht en de Waddenzee; dit wordt evenwel niet bevestigd in de recente checklist van Harms (1993). Diverse artikels over de bentische fauna van de Oostzee en de Baltische Zee werden geconsulteerd (hier niet geciteerd) zonder enige opgave van *A. tenuis* aan te treffen. Ook Haas (1926) noteert ze niet uit deze gebieden.

Sinds het atlasproject van de mariene mollusken van Groot-Brittannië en Ierland (Seaward, 1982), later uitgebreid tot Noordwest Europa (Seaward, 1990; 1993), lopende is is meer inzicht gekomen omtrent het voorkomen van de soort in een deel van de boreale biogeografische regio (in dit geval Het Kanaal, de kusten van Ierland en Groot-Brittannië, de Noordzee tot Bergen). De vermoedelijke en meest aanneembare noordelijkste plaats waar *A. tenuis* momenteel leeft blijkt uiteindelijk toch de kust van het Engelse Northumberland te zijn. Vermeende vindplaatsen uit Schotland werden geschrapt of als twijfelachtig beschouwd (Seaward, 1990). In haar noordelijkste gebied langs de continentale kust, zone S51 van de 'sea area atlas' : Duitse Bocht met de Nederlandse, Duitse en Deense wadden (Seaward, 1982) (kaart 1), krijgt *A. tenuis* de



Kaart 1 : Verspreiding van *A. tenuis* in NW-Europa

● = levend waargenomen, post 1950

● = levend, pré 1951

○ = enkel lege schelpen

(naar Seaward, 1982; 1990; 1993 + pers. aanvullingen)

status @ = live record pre-1951 (● in de atlas). Dit klopt niet want de soort komt nog steeds levend voor op enkele Nederlandse waddeneilanden (de Boer & de Bruyne, 1991). J.-P. Kreps (pers. meded.) trof ze in de jaren '80 en '90 ook aan op Texel (De Schorren, Mokbaai). Zij dient voor deze zone dus de status † = live record post 1950 (● in de atlas) te krijgen. Een ander merkwaardig gegeven is het verschijnen van *A. tenuis* (status @) in zone S48, de Færøer eilanden. Een verwijzing naar Ockelmann (1959; in feite 1958) moet dit verantwoorden. Deze auteur vermeldt inderdaad (tabel II, p. 199) dat *A. tenuis* daar zou voorkomen en stelt bovendien dat ze in Noorwegen leeft ten zuiden van (inclusief) de Lofoten. Andere auteurs geven als noordelijkste vindplaats : Zuid-Noorwegen (van Benthem Jutting, 1943; Streseman, 1970), West-Finmark en de Færøer (Ziegelmeier, 1957), en 'vanaf' Denemarken (de Boer & de Bruyne, 1991). De vindplaats te Zeebrugge valt binnen de zone S53, die al de status † bezat vanwege de waarnemingen uit het Delta-gebied.

De data van Ockelmann en Ziegelmeier impliceren dat *A. tenuis* kan leven onder subarctische omstandigheden; voor een soort uit de getijdenzone zowaar geen sinecure tijdens de wintermaanden. Dat éénzelfde schelpensoort zowel kan overleven in een subtropisch baaitje ergens in NW-Afrika als in een fjord in het hoge noorden van Noorwegen is op zijn minst merkwaardig te noemen; ofwel moet het een "gigantotherm" organisme zijn. Indien *A. tenuis* inderdaad een meer zuidelijke species is (Glémarec, 1964; Barnes, 1994) dan wordt het erg lastig om de opgaven van Noorwegen en de Færøer zomaar aan te nemen.

Verder is de 'sea area atlas' niet up to date voor wat betreft gegevens van de Noord-Bretoense kust. In zone S17F krijgt *A. tenuis* de status c = shell only, any date (○ in de atlas) en in zone S55 de status @. De data van Rullier (1959) en waarnemingen uit de Grève de Goulven, Finistère Nord (J.-P. Kreps, maart '91) tonen dat zone S55 eigenlijk de status † moet hebben. De status van zone S17F kan op basis van vondsten op Ile des Hébihens ten noordwesten van St. Jacut (J.-P. Kreps, maart '83) ook gewijzigd worden in †. Hoe het staat met eventuele waarnemingen uit Normandië en Picardië is mij niet bekend. Voor de Boulonnais wordt de soort niet vermeld in de lijst van Glaçon (1984).

Ecologie en biologie

Ecologie. Het biotoop waarin *A. tenuis* voorkomt werd door van Regteren Altena (1937) en van Benthem Jutting (1943) al in grote lijnen geschetst : plaatselijk zeer algemeen op slikken in de getijdenzone (Zeeland en Waddeneilanden) waar ze in poelen en geulen met week slib ± 1 cm diep ingegraven leeft. In Zeeland werd ze ook binnendijks waargenomen.

In zijn studie over de Aber van Roscoff (Finistère, Noord-Bretagne) analyseert Rullier (1959) grondig de sedimenteigenschappen van de bodem en brengt deze in verband met de erin levende organismen. Op de plaatsen waar *A. tenuis* voorkwam bestond het substraat voornamelijk uit zandachtig-slib (vase plus ou moins sableuse). Verder spreekt de auteur (p. 280) in verband met twee stations over de aanwezigheid van vloeibaar slib (vase fluide). De zandfractie in de meeste stations met *A. tenuis* bestond overwegend uit zeer fijn zand (gemiddelde korrelgrootte $< 175 \mu\text{m}$) en fijn zand ($175-250 \mu\text{m}$) (indeling naar Gullentops *et al.*, 1976). Ook de data van Hughes (1973) passen in dit concept. Analyse van sediment uit het biotoop van de soort op Holy Island (Northumberland) toonde aan dat de meest voorkomende kleinste zandkorrels tussen de $150-240 \mu\text{m}$ groot waren. Verder zijn bij Kay & Knights (1975) de twee vindplaatsen van *A. tenuis* (estuaria van de Stour en de river Blackwater, Suffolk) gekenmerkt door de aanwezigheid van een zand-slib mengeling. Voor het Blackwater estuarium staat tevens expliciet vermeld 'fine sand'. Tenslotte bevestigt Campbell (1985) voor zijn vindplaatsen van de species (Herbury Bay, Dorset; Beddmanarch Bay, Anglesey en Budle Bay, Northumberland) eveneens de aanwezigheid van fijn zand en slib.

Het grijskleurig slibhoudend fijn zand dat te Zeebrugge het habitat vormt van *A. tenuis* is geen karakteristiek sediment van onze huidige kust (vgl. Gullentops *et al.*, 1976). Het is afkomstig van baggerspecie uit de ondergrond van vóór de kust (of uit de achterhaven ?) en is een mengeling van Holocene en Jong-Pleistocene zanden. Doordat in de voorhaven veel eem mollusken te vinden zijn moet een belangrijke fractie van het sediment uit afzettingen van deze periode afkomstig zijn. Aardig om te vermelden is dat *A. tenuis* tijdens het Eemien (zo'n 100.000 jaar geleden) algemeen voorkwam op een oud waddengebied ter hoogte van Meetkerke nabij Brugge (Nolf, 1973).

Bij Rullier (1959) bedroeg op de vindplaatsen van *A. tenuis* de saliniteit van het sediment $14,5-16,1 \text{ ‰ Cl}^-$. In de getijdenzone van het Nederlandse Delta-gebied werd

de soort nooit aangetroffen in zoutgehaltes onder 15 ‰Cl⁻. In hetzelfde gebied leeft ze binnendijs in water met een mediane saliniteit (vgl. Heerebout, 1970) van 11 ‰Cl⁻ (met minimum waarde ± 6 ‰Cl⁻) (Wolff, 1973). Ook in Groot-Brittannië leeft ze op plaatsen met een gereduceerd zoutgehalte, onder andere in estuaria (Tebble, 1976). In de Herbury Bay waar Gibbs (1984) de soort bestudeerde had het water een saliniteitsverloop van 3,8 ‰ in januari tot 33 ‰ in september. Op deze localiteit leidden de schelpjes een vrijwel permanent ondergedompeld bestaan, enkel bij goed doortij kwamen ze bloot te liggen. Op het wad nabij de monding van de Gironde, het onderzoeksgebied van Bachelet (1989) varieerde de saliniteit van het water tussen 18 ‰ (februari) en 33,7 ‰ (september). Omdat hier de twee manieren om zoutgehaltes uit te drukken gebruikt worden (saliniteit ‰ en chloriniteit ‰Cl⁻) geef ik ter informatie de formule van M. Knudsen die hun relatie demonstreert: $S = 0,030 + 1,806 \times Cl$.

Wolff (1973) noemt *A. tenuis* een 'euryhalie mariene' soort. Het paradoxale van deze term in haar toepassing hier is dat men zou denken dat het schelpje ook in open zee kan leven (b.v. in het sublitoraal). Dit is evenwel niet het geval gezien de soort slechts in lagunair-estuarine systemen aan te treffen is. Het woord 'marien' heeft hier enkel betrekking op het water, niet op de andere vaak even belangrijke abiotische factoren die de verspreiding van de soort mede bepalen (zie verder).

Bij het nakijken van diverse Engelse, enkele Franse en Duitse publicaties (niet geciteerd) over de macrofauna van estuarine milieus viel op dat slechts in één bijdrage (Kay & Knights, 1975) *A. tenuis* aan bod kwam. Ook in studies over wadgebieden uit diezelfde landen en verder ook uit Nederland en Denemarken (niet geciteerd) kwam de soort nooit ter sprake. Blijkbaar is *A. tenuis* net nooit daar aanwezig waar onderzoek wordt gedaan. Of is ze stelselmatig verward met juveniele *S. plana*? Te Zeebrugge is de soort voornamelijk te vinden op de hogere gedeelten van het wad waar haar favoriete sediment optimaal voorhanden is. Lager op het wad bestaat de bodem uit een dikke slijklaag, waar de soort vermoedelijk niet meer in gedijt. Het optreden in het hoog mediolitoraal komt overeen met de waarnemingen van Rullier (1959) die ze vond tegen het uiterste einde van de Aber van Roscoff. Zou dit te maken kunnen hebben met het feit dat hier de stroming het kleinst is waardoor de schelpjes minder gemakkelijk kunnen uitspoelen, of is het om competitieve uitsluiting door *Macoma balthica* en *S. plana*, die doorgaans lager op het wad leven en eenzelfde voedingswijze hebben, te ontwijken? Waarschijnlijk komt *A. tenuis* enkel voor op plaatsen met een zeer geleidelijk stijgende bodemgradiënt, een situatie die veel voorkomt in baaien en lagunes. Doordat de dieren tamelijk ondiep ingegraven leven zullen ze allicht niet goed hoog energetische milieus

verdragen. Een vreemd gegeven is dit van Haas (1926) die meent dat *A. tenuis* in de Noordzee leeft op diepten van 0 tot 60 m. Een achterhaalde veralgemeniseerde stelling omdat welbekend is dat de soort enkel in het litoraal voorkomt.

Zoals al gezegd leeft *A. tenuis* in het sediment ingegraven. Van Regteren Altena (1937) en van Benthem Jutting (1943) geven een graafdiepte van ± 1 cm. Rullier (1959) spreekt van enkele centimeters, Hughes (1973) vermeldt 1-2 cm, Bachelet (1989) vond de soort nooit onder 2-3 cm, en de Boer & de Bruyne (1991) geven ca. 2 cm. De schelpjes vertoeven dus in de uiterste toplaag van de bodem. Zo is de beschikbare ruimte in het substraat evenredig verdeeld met andere mollusken (voor zover ze samen voorkomen) zoals *M. balthica*, *S. plana* en *Mya arenaria*, die respectievelijk op 4-7 cm, 7-12 cm en 12-25 cm diepte leven. Enkel de kokkel *Cerastoderma edule* kan hier als plaats-concurrent optreden omdat deze ook de bovenste laag benut (Thamdrup, 1935). Bij twee schelpjes kon op de voorzijde, rond de plaats waar de sifo's naar buiten gebracht worden, de aanwezigheid van het darmwiertje *Enteromorpha prolifera* worden vastgesteld. Een typisch epilithisch wiertje van op keien en dode schelpen.

A. tenuis is een zogenaamde 'deposit feeder'. Met haar inlaatsifo stofzuigert het dier de bodem af of doorzoekt ze actief waarbij detritus en sedimentkorrels of -pakketjes opgenomen worden. De micro-organismen op dit sediment aanwezig dienen als voedsel, het residu van zand en slib wordt terug uitgescheiden. De grootte van de partikels of klompjes die binnen kunnen stromen is uiteraard afhankelijk van de diameter van de inlaatsifo (vgl. Hughes, 1973). Omdat *A. tenuis* geen grote soort is kan haar voedingsmechanisme waarschijnlijk maar goed functioneren indien fijn zand voorhanden is. Het is bekend dat fijnkorrelig sediment, door de grotere beschikbare oppervlakte tussen de korrels, omvangrijker bacteriën-populaties herbergt dan grof zand. In dit geval kan het schelpje dan beroep doen op deze potentiële rijke voedselbron (vgl. Hughes, 1977).

De talrijkheid van *A. tenuis* per m² substraat verschilt volgens de seizoenen en heeft te maken met de voortplantings-/levenscyclus en de overlevingskansen tijdens de wintermaanden. Uiteraard spelen ook de biotische (voedselaanbod, concurrentie, predatie, ...) en abiotische (sediment-samenstelling, saliniteit, temperatuur, ...) factoren van de localiteit een belangrijke rol. Campbell (1985) onderzocht de reactie van *A. tenuis* op parasitisme door trematoden. Hierbij werd vastgesteld dat geïnfecteerde dieren steriel worden en niet meer kunnen bijdragen aan de reproductie. Repercussies die voor aanzienlijke schommelingen in de populatie-grootte kunnen zorgen.

In verband met predatie van *A. tenuis* kan voor wat Zeebrugge aangaat gesteld worden dat dit overwegend gebeurt door watervogels, die in het gebied zeer talrijk aanwezig zijn. Niet alleen de grotere steltlopers zoals scholekster, wulp, kluut, tureluur, en andere kunnen het schelpje bejagen, ook voor kleinere soorten zoals strandlopertjes (*Calidris* div. spec.) en pleviertjes (*Charadrius* div. spec.) is *A. tenuis* te verschalken (ondiep ingegraven, dunschalig). Ongetwijfeld zal ook de bergeend, die tijdens het voedselzoeken de bovenste sliblaag doorwoeld, de tere dunschaal op haar menu staan hebben. In hoeverre andere eendachtigen waaronder wilde eend en smient het schelpje predateren is mij onbekend.

Bij het bepalen van de densiteit speelt de gebruikte maaswijdte een prominente rol : de traditionele 1 mm zeef blijkt ontoereikend te zijn om het quantitatief belang van juveniele stadia tot zijn recht te laten komen (vgl. Bachelet, 1985). Het algemene verloop is dat piekaantallen voorkomen na de voortplantingstijd van de zomermaanden (nazomer tot herfst : >2.800 tot > 112.500 individuen / m²). Tijdens de wintermaanden verlaagd de dichtheid, alhoewel in 'goede' jaren met veel jong broed de aantallen nog behoorlijk hoog kunnen liggen (min. 0-80 / m², max. 17.000-26.000 / m²). Vanaf juli als de eerste juvenielen geboren worden neemt het aantal terug toe, om opnieuw pieken te bereiken in de nazomer/herfst (combinatie van de data van Gibbs, 1984 en Bachelet, 1989).

Begeleidende mollusken op de slikke waren : wadslakje *Hydrobia ulvae*, kokkel *Cerastoderma edule*, nonnetje *Macoma balthica*, platte slijkgaper *Scrobicularia plana* en strandgaper *Mya arenaria*. Verder al dan niet levend op het slik en/of aangevoerd vanuit de havengeul : tweetandschelpje *Mysella bidentata*, halfgeknotte strandschelp *Spisula subtruncata*, Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus* en witte dunschaal *Abra alba*. Te Zeebrugge viel op dat wel veel grote doubletten van *S. plana* aangespoeld waren, maar geen juvenielen (slechts 1 los klepje op 20/9/98). Op steenbrokken nabij de rand van de slikke, maar voornamelijk op het substraat tussen schorrekruid, is de gewone alikruik *Littorina littorea* en in mindere mate ook de ruwe alikruik *Littorina saxatilis* aan te treffen. In aanspoelsel op de zuidoever van het dok werden tussen het vele typisch fossiele Eem-materiaal ook oublichorentjes *Retusa obtusa* gevonden, een op het slik levende predator van onder andere wadslakjes. Deze horentjes hadden echter geen vers uitzicht, waarschijnlijk gaat het om Holocene exemplaren die met zandopsputtingen zijn meegekomen. Het onderscheid tussen oud-recente en Holocene schelpen is echter niet altijd evident zodat we ons nog kunnen

afvragen of het misschien oude schelpen zijn van dieren die ter plaatse geleefd hebben ? Op 11/11/98 bemonsterde F. Kerckhof het slik met een 1 mm zeef, maar kon geen oubliëhorentjes vaststellen. Misschien een soort om naar uit te kijken ? Tenslotte herbergen de stenen dijkglooingen in de voorhaven nog mossels *Mytilus edulis* en Japanse oesters *Crassostrea gigas*.

Een karakteristiek samenraapsel van soorten uit beschutte biotopen. Met kenmerkende bodembewoners uit de *Macoma balthica* - gemeenschap : *M. balthica*, *M. arenaria*, *S. plana*, *C. edule*; aangevuld met een typische epifauna van *M. edulis*, *C. gigas*, *L. littorea* en *L. saxatilis* (vgl. Jones, 1950). De schelpen *M. bidentata*, *S. subtruncata*, *E. directus* en *A. alba* zijn veeleer fauna-elementen uit de *Abra alba* - gemeenschap van vóór de kust (vgl. Govaere *et al.*, 1977). Waarschijnlijk is de havengeul onderdeel van een overgangszone tussen de twee gemeenschappen. De enige plaatsen waar *S. plana* in de *Macoma balthica* - gemeenschap optreedt zijn riviermondingen, baiën of lagunes. Om deze specificiteit aan te duiden kunnen we misschien spreken van een 'facies' met *S. plana* (vgl. Vatova, 1940; Guérin, 1961). Een 'facies' van deze gemeenschap waar *A. tenuis* dan ook kan in voorkomen.

Biologie. Wolff schreef in 1973 nog dat er geen gegevens voorhanden waren over de voortplantingsbiologie van *A. tenuis*. Hij veronderstelde evenwel dat de larven van de soort een pelagisch stadium moesten kennen. Pas in het begin van de jaren tachtig is men hier, voornamelijk door Engelse onderzoeken, meer over te weten gekomen.

In een vergelijkende studie naar de voortplantingsstrategie van *Abra alba* en *A. tenuis* stelde Nott (1980) vast dat vrouwtjes van deze laatste opmerkelijk veel minder eitjes (oöcyten) produceerden dan *A. alba* : respectievelijk 400-600 tegenover 15.000-17.000 [in latere onderzoeken van Gibbs (1984) en Bachelet (1989) werden voor *A. tenuis* echter grotere aantallen vastgesteld : 450-1800 en 600-1600]. Daarbij kwam ook dat de diameter van de eitjes van *A. tenuis* veel groter was dan deze van haar zustersoort : ca. 115 µm ten opzichte van ca. 60 µm bij *A. alba*. Van soorten die weinig, maar grote eitjes produceren is bekend dat hun larvale stadium zich meestal volledig binnen het eitje voltrekt, waarna miniatuur volwassen diertjes geboren worden. Soorten met een dergelijk onderdrukt pelagisch ontwikkelingsstadium noemde Thorson (1946) lecitotrofisch. Soorten daarentegen die veel kleine eitjes aanmaken hebben over het algemeen een al dan niet lange pelagische larvale fase in hun ontwikkeling, gevolgd door een spatval (het settelen van de larve op het substraat) waarna de ontwikkeling zich verderzet; dit zijn planktotrofische soorten. Op basis dus van data over het aantal

geproduceerde eitjes en de diameter ervan veronderstelde Nott (1980) dat *A. tenuis* lecitotrofisch was. Verdere onderzoeken van Gibbs (1984) en Bachelet (1989) bevestigden dit. Zij stelden vast dat de soort kleverige eipakketjes afzet tussen de zandkorrels, waar na het uitbroeden kleine miniatuurschelpjes uit sluipen. Een zogenaamd rechtstreekse ontwikkeling dus : van bevruchte eicel tot juveniel schelpje (vgl. Mileikovsky, 1971); een voortplantingswijze die bij bivalven niet zo algemeen voorkomt (Ockelmann, 1965). De onderzoeken van Gibbs en van Bachelet toonden ook aan dat *A. tenuis* fertiel is van zodra ze een grootte van $\pm 4,5$ mm bereikt heeft. Dit kan zijn tegen de zomer binnen het jaar van 'geboorte' of in de daaropvolgende. Na de voortplantingsperiode, in oktober-november (september ?), treedt massale sterfte op. Dit betekent dat de schelpjes slechts éénmaal tot voortplanting in staat zijn en vermoedelijk maar 1 à 2 jaar lang (27 maanden volgens Bachelet) leven (monotelische soort). Misschien waren de talrijke strandingen van verse doubletjes te Zeebrugge in dit gegeven te kaderen.

Het aflezen van de jaarringen op de schelp is niet altijd evident. Op de meeste van onze exemplaren was één soms twee duidelijke groeilijn(en) te zien. Deze komen zeer waarschijnlijk overeen met de groeistilstand van de winterperiode. Bij de kleine schelpjes waren vaak geen groeilijnen aanwezig, terwijl bij grotere specimens de aantallen soms konden variëren tussen twee en >vijf. In de laatste gevallen waren ze nooit zo duidelijk als de winterring(en) en hadden ze meer weg van extra verdikte spiraallijnen. In tegenstelling tot de winterring(en) zijn dit mogelijk aanwijzingen van korte groeionderbrekingen die te maken kunnen hebben met schommelingen van milieufactoren zoals : temperatuur, zoutgehalte, voedselaanbod, verstoring van het sediment door predatoren, en andere. Ook de aanmaak van voortplantingscellen kan een oorzaak zijn. Het viel op dat deze bijkomende 'pseudo'-groeiringen in hoofdzaak op het schelpgedeelte onder de winterring(en) voorkwamen. Misschien is het ook eigen aan het dier om naarmate het volgroeid raakt een meer onregelmatig groeipatroon te vertonen ?

Haar lecitotrofie en de specifieke eisen die *A. tenuis* aan haar habitat stelt (sediment, saliniteit, hydrografie) hebben als gevolg dat de soort een discontinu verspreidingspatroon kent. Dit betekent dat de vindplaatsen vaak ver uit elkaar liggen. In hoeverre alle potentieel aanwezige vestigingsplaatsen bezet worden is, gezien het ontbreken van pelagische veliger-larven, de vraag. Hoe ze in staat is nieuwe gebieden te koloniseren is ook niet precies geweten. Waarschijnlijk zal, zoals ook voor de brakwaterkokkel *Cerastoderma glaucum* s.l. verondersteld wordt, transport van

bevruchte eitjes of jong broed via watervogels plaatsgrijpen (vgl. Boyden & Russell, 1972). Zoals al gezegd is het gebied te Zeebrugge zeer rijk aan waadvogels en eendachtigen en is het tijdens de trekperiode een uitgesproken rust- en foerageerplaats.

Het discontinu optreden van de soort komt in de 'sea area atlas' niet tot uitdrukking omdat de oppervlakte van de zones te groot is en één positieve waarneming al voldoende is om een zone de status † te geven. Wil men meer gegevens hebben over het voorkomen van een soort per zone dan is men genoodzaakt deze apart op te vragen.

r- en *K*-strategieën

De specifieke kenmerken van de voortplantings- en levenscyclus van *A. tenuis* kunnen ook begrepen worden als resultaten van processen in het kader van natuurlijke selectie. Meer bepaald hoe soorten eigenschappen selecteren en strategieën ontwikkelen om zich in lagunair-estuariene milieus te kunnen handhaven (vgl. Barnes, 1980). Het principe bestaat erin dat een organisme zijn energie-budget, dat door voedselopname, ademhaling, enz. uit het milieu wordt geassimileerd, zo optimaal mogelijk kan besteden aan twee fundamentele levensfuncties : overleven in een biotoop en voortplanting (vgl. Odum, 1983).

In estuaria, met globaal gezien weinig competitie tussen soorten maar met sterke predatie door vogels, zijn organismen geneigd zogenaamde *r*-strategieën te manifesteren, dit betekent : productie van veel kleine eitjes, een korte levenscyclus, zich op jonge leeftijd voortplanten en daarna afsterven. In lagunes, met naar wordt aangenomen grote competitie (doordat enkele gespecialiseerde soorten zó goed floreren wordt al vlug het draagvermogen van het habitat bereikt) en weinig predatie, komen meer *K*-strategieën aan bod. *K*-geselecteerde eigenschappen zijn : weinig maar grotere eitjes, organismen groeien traag en worden groot, voortplanting gebeurt op oudere leeftijd en is herhaalde jaren mogelijk. De strategieën door lagunair-estuariene invertebraten gedemonstreerd zullen echter niet alleen het gevolg zijn van predatie of competitie maar hebben ongetwijfeld ook te maken met omgevingsstress (fluctuerende saliniteit, temperatuur, e.a.) die in deze milieus voorkomt. 'Welke' eigenschappen nu precies 'waardoor' worden geselecteerd als levensstijl zal vaak moeilijk te achterhalen zijn. Om aan de verschillende variabelen van hun biotoop het hoofd te kunnen bieden zullen in realiteit soorten vaak een combinatie van *r*- en *K*-strategieën hanteren.

A. tenuis is in hoofdzaak een *r*-strateeg. Anderzijds is de relatief kleinere productie van evenwel grotere eitjes een meer *K*-geselecteerde eigenschap. De lecitotrofische voortplantingscyclus die hierdoor mogelijk is maakt dat het schelpje zich van bij het uitsluipen al in een gunstig biotoop bevindt. Hier wordt duidelijk geïnvesteerd in de levensvatbaarheid en overlevingskansen van het broed. Pelagische larven zouden in een estuarium door de getijdenwerking voor een groot deel verloren gaan, een verspilling dus van energie. De korte levenscyclus van *A. tenuis* is daarenboven interessant om in moeilijk te koloniseren gebieden snel een populatie te kunnen opbouwen.

Summary

In september 1998 empty bivalve shells, often with dried remnants of flesh, of the tellinid *Abra tenuis* were found on a tidal flat and in the tidemark of the outer harbour of Zeebrugge. This is probably the first 'recent' (in it's two senses) record for the Belgian coast, although finds of subfossil specimens in 'modern' coastal plain deposits prove that she must have lived here in historical times. Identification features of the species are compared with these of *Scrobicularia plana* in order to give a tool for easier distinguishing juveniles of the latter from *A. tenuis*.

Regarding its distribution along the continental coast of the North Sea, life occurrence in the sea area boundary S51 (after Seaward, 1990) is demonstrated and has now to be indicated with status † = live record, post-1950 (● in Seaward's atlas). Furthermore, some data from the French channel coast (Brittany), zones S17F and S55, must be amended to status † on the basis of Rullier (1959) and field-observations from Ile des Hébihens (Côte d'Émeraude; 1983) and the Grève de Goulven (Finistère Nord; 1991) (pers. comm. J.-P. Kreps). The northernmost distribution limit of *A. tenuis* is discussed. So far the coast of Northumberland (East England) is the most likely northern border area of its appearance. Literature data from more northern find-spots : Norway, Lofoten, West-Finmark, Færøer are considered as rather doubtful.

Concerning the ecology of the species we know that the substrate she prefers is fine sand or a mixture of this with soft mud, where she lives burrowed at maximum 2-3 cm depth. Being a small shell and 'deposit feeder' *A. tenuis* needs the presence of fine sediment. Densities per m² are given according to Gibbs (1984) and Bachelet (1989). Further, *A. tenuis* tolerates reduced salinities and fully immersion for a long period. I presume she does not tolerate high energetic environments. One reason may be that the

species is not a deep burrower and could easily be washed out. She most probably only lives at places where the bottom relief shows a gradual slope. So *A. tenuis* is indeed a typical inhabitant of estuarine-lagunal habitats where the above mentioned parameters often occur. The species flourishes in the *Macoma balthica* - community at places where also *Scrobicularia plana* occurs ('facies' with *S. plana* ?).

Maximum shell lengths of the specimens collected (by hand) at Zeebrugge are under 1 cm (9.60 - 9.75 mm). As already stated by van Benthem Jutting (1943) a class magnitude ranging between ± 8 and ± 10 mm seems to be the most appropriate for the mean largest shells of the Southern Bight. Most specimens from Zeebrugge show one, sometimes two clear growthline(s) which could be correlated with an interrupted growthstage during the winter period. Small specimens often have no growth checks, but in larger shells their number can vary between two and >five. These additional growthlines are always situated under the winterring(s), on the youngest part of the shell, of which they have not that strong aspect but look more like extra pronounced spiral lines. It may be that these 'pseudo'-growthlines indicate short interruptions in growth due to fluctuating environmental factors, disturbance of the sediment by predators, or spawning stress. But possibly older specimens show a typical more irregular growth pattern. In the Zeebrugge area the main predation pressure is most probably caused by birds. Apart from shelducks and larger waders, in this case, also lesser species like sandpipers (*Calidris* sp.) and plovers (*Charadrius* sp.) can have *A. tenuis* on their menu (small species, shallow burrower).

A striking character of the species reproduction biology is that she is lecithotrophic with direct development (Gibbs, 1984; Bachelet, 1989). This means that the larval stage completely takes place inside the egg (from fertilized egg to miniature shell). This fact, including the specific demands the species requires from her habitat (salinity, sediment, hydrography) makes that the distribution pattern of *A. tenuis* is discontinuous: suitable places (estuaries, lagoons) sometimes lay far apart, and cannot be colonised via pelagic veliger larvae in the water column. Areal extension may take place by way of migrating wildfowl, who can transport eggs or juvenile specimens.

In the scope of natural selection, particularly in how organisms select properties and develop strategies to optimize their energy partitioning in an estuarine-lagunal habitat, we see that *A. tenuis* is in general a *r*-strategist. However its production of relatively fewer, but larger offspring, indicates a more *K*-selected character.

Met dank aan Frederik Leliaert (R.U. Gent) voor de determinatie van de darmwiertjes en aan Jean-Paul Kreps (Knokke) voor de opgave van enkele buitenlandse vindplaatsen.

Literatuur

- Bachelet, G., 1985. Influence de la maille de tamisage sur les estimations d'abondance des stades juvéniles du macrobenthos marin. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, Série 3, 301(18): 795-798.
- Bachelet, G., 1989. Recruitment in *Abra tenuis* (Montagu) (Bivalvia, Semelidae), a species with direct development and a protracted meiobenthic phase. In: Ryland, J.S. & P.A. Tyler (Eds). *Reproduction, Genetics and Distributions of Marine Organisms*. Proceedings of the 23rd European Marine Biology Symposium. Fredensborg: Olsen & Olsen, p. 23-30.
- Barnes, R.S.K., 1994. *The brackish-water fauna of Northwestern Europe*. Cambridge: University Press, 287 p.
- Boyden, C.R. & P.J.C. Russell, 1972. The distribution and habitat range of the brackish water cockle (*Cardium* (*Cerastoderma*) *glaucum*) in the British Isles. *Journal of Animal Ecology*, 41: 719-734.
- Campbell, D., 1985. The life cycle of *Gymnophallus rebecqui* (Digenea : Gymnophallidae) and the response of the bivalve *Abra tenuis* to its metacercariae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 65(3): 589-601.
- de Boer, T.W. & R.H. de Bruyne, 1991. *Schelpen van de Friese Waddeneilanden*. Ljouwert: Fryske Akademy, 300 p.
- Gibbs, P.E., 1984. The population cycle of the bivalve *Abra tenuis* and its mode of reproduction. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 64(4): 791-800.
- Glaçon, R., 1984. *Faune du littoral Boulonnais et de la Manche orientale*. Wimereux, 44 p. (niet gepubliceerd)
- Govaere, J.C.R., L.K.H. Thielemans & R. De Boever, 1977. Studie van het macrobenthos in de zuidelijke Noordzee. In: Nihoul J.C.J. & L. De Coninck (Uitgevers). *Inventaris van de fauna en flora*. Nationaal onderzoeks- en ontwikkelingsprogramma, Leefmilieu water, Project zee, Boekdeel 7: 115-165.
- Guérin, M., 1961. Étude de biotopes a *Scrobicularia plana* Da Costa. *Cahiers de Biologie Marine*, 2(4): 417-436.
- Gullentops, F., M. Moens, A. Ringele & R. Sengier, 1976. Geologische kenmerken van de suspensie en de sedimenten. In: Nihoul, J.C.J. & F. Gullentops (Uitgevers). *Sedimentologie*. Nationaal onderzoeks- en ontwikkelingsprogramma, Leefmilieu water, Project zee, Boekdeel 4 : 1-121.

- Haas, F., 1926. Lamellibranchia. In: Grimpe, G & E. Wagler (Ausg.). *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee* : Teil IX, d¹. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft, p. 1-96.
- Harms, J., 1993. Check list of species (algae, invertebrates and vertebrates) found in the vicinity of the island of Helgoland (North Sea, German Bight) - a review of recent records. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 47: 1-34.
- Heerebout, G.R., 1970. A classification system for isolated brackish inland waters, based on median chlorinity and chlorinity fluctuation. *Netherlands Journal of Sea Research*, 4(4): 494-503.
- Høisæter, T., 1986. An annotated check-list of marine molluscs of the Norwegian coast and adjacent waters. *Sarsia*, 71(2): 73-145.
- Hughes, T.G., 1973. Deposit feeding in *Abra tenuis* (Bivalvia : Tellinacea). *Journal of Zoology*, 171(4): 499-512.
- Hughes, T.G., 1977. The processing of food material within the gut of *Abra tenuis* (Bivalvia : Tellinacea). *Journal of Molluscan Studies*, 43(2): 162-180.
- Janssen, A.W., G.A. Peeters & L. van der Slik, 1984. De fossiele schelpen van de Nederlandse stranden en zeegaten : tweede serie, 8 (slot). *Basteria*, 48(4-5): 91-219.
- Jensen, K.R. & J. Knudsen, 1995. *Annotated checklist of recent marine molluscs of Danish waters*. Copenhagen: Tryk, 73 p.
- Jones, N.S., 1950. Marine bottom communities. *Biological Reviews*, 25: 283-313.
- Kay, D.G. & R.D. Knights, 1975. The macro-invertebrate fauna of the intertidal soft sediments of south east England. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 55(4): 811-832.
- Kerckhof, F., 1995. De mollusken uit de zandige ondergrond van het Mijnpaleis te Oostende (prov. West-Vlaanderen). In: De Boe, G. (Uitgever). *Archeologie in Vlaanderen, IV* ● 1994. Zellik: Instituut voor het Archeologisch Patrimonium, p. 202-203.
- Mars, P., 1966. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen Français et sur leurs faunes malacologiques. *Vie et Milieu*, 20(Supplément): 1-359.
- Mileikovsky, S.A., 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance : a re-evaluation. *Marine Biology*, 10(3): 193-213.
- Nolf, D., 1973. Mollusken uit het marien Kwartair te Meetkerke (West-Vlaanderen, België). *Natuurwetenschappelijk Tijdschrift*, 55(4-6): 97-120.
- Nott, P.L., 1980. Reproduction in *Abra alba* (Wood) and *Abra tenuis* (Montagu) (Tellinacea : Scrobiculariidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 60(2): 465-479.
- Ockelmann, W.K., 1958. The Zoology of East Greenland : Marine Lamellibranchiata. *Meddelelser om Grønland*, 122(4): 1-256, 3 pl.
- Ockelmann, W.K., 1965. Developmental types in marine bivalves and their distribution along the Atlantic coast of Europe. In: Cox, L.R. & J.F. Peake (Eds). *Proceedings of the First European Malacological Congress*, London 1962. Conchological Society of Great-Britain and Ireland & Malacological Society of London, p. 25-35.

- Odum, E.P., 1983. *Basic Ecology*. Philadelphia: Holt-Saunders, 613 p.
- Raven, J.G.M., 1979. The Subboreal coastal barriers at Leidschendam, with a description of the faunas (province of Zuid-Holland, The Netherlands). *Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie*, 16(1): 17-54.
- Rullier, F., 1959. Étude bionomique de l'Aber de Roscoff. *Travaux de la Station Biologique de Roscoff*, 10: 1-350.
- Seaward, D.R., 1982. *Sea area atlas of the marine molluscs of Britain and Ireland*. Shrewsbury: Nature Conservancy Council, 53 p., 746 maps.
- Seaward, D.R., 1990. *Distribution of the marine molluscs of north west Europe*. Peterborough: Nature Conservancy Council, 114 p.
- Seaward, D.R., 1993. Additions and amendments to the *Distribution of the marine molluscs of north west Europe* (1990). *Joint Nature Conservation Committee Report*, No. 165: i-iv, 1-22.
- Stresemann, E., 1970. *Exkursionsfauna von Deutschland: Wirbellose I*. Berlin: Volk und Wissen Volkseigener Verlag, 494 p. (bewerkte heruitgave).
- Tebble, N., 1976. *British Bivalve Seashells: A Handbook for Identification*. Edinburgh: H.M. Stationery Office, 212 p.
- Thamdrup, H.M., 1935. Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. *Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser*, serie Fiskeri, 10(2): 1-125 + fotos.
- Thorson, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvæ in the Sound (Øresund). *Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser*, serie Plankton, 4(1): 1-523.
- van Benthem Jutting, T., 1943. *Fauna van Nederland, Aflevering 12: Mollusca (I), C. Lamellibranchia*. Leiden: Sijthoff, 477 p.
- van Regteren Altena, C.O., 1937. Bijdrage tot de kennis der fossiele, subfossiele en recente mollusken, die op de Nederlandsche stranden aanspoelen, en hunner verspreiding. *Nieuwe Verhandelingen van het Bataafsch Genootschap der Proefondervindelijke Wijsbegeerte*, Rotterdam, 2^e reeks, 10(3): 1-184, 5 kaarten, 11 platen.
- Vatova, A., 1940. Le zoocenosi della Laguna veneta. *Thalassia*, 3(10): 1-28, 10 Tavole.
- Wolff, W.J., 1973. The estuary as a habitat: An analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt. *Zoologische Verhandelingen*, 126: 1-242.
- Ziegelmeier, E., 1974. *Die Muscheln (Bivalvia) der deutschen Meeresgebiete*. Hamburg: Biologische Anstalt Helgoland, 64 p. (gewijzigde nadruk van Helgoländer wissenschaftlichen Meeresuntersuchungen 6, 1957)