

De verspreiding van *Ensis directus* (Conrad, 1843) in Europa, 23 jaar na de introductie: de opmerkelijke opmars van een immigrant

Nathal Severijns

Samenvatting

In deze bijdrage wordt de verspreiding van de Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus* (Conrad, 1843) in Europa toegelicht. Na een eerder trage start in de eerste drie jaar na haar introductie, in 1978, heeft *E. directus* zich in de daaropvolgende jaren zeer snel langs de Europese kusten verspreid, en dit zowel in noordelijke als in zuidelijke richting. Hoewel de snelheid sinds 1990 iets verminderd is, breidt *E. directus* momenteel, meer dan 20 jaar na haar aankomst in Europa, haar verspreidingsgebied toch nog steeds verder uit. In het noorden komt ze voor tot Oslo in Noorwegen en heeft ze zich rond gans Denemarken en de westkust van Zweden verspreid tot in het meest zuidwestelijke deel van de Oostzee. In Engeland komt ze voor vanaf het estuarium van de Humber zuidwaarts langs de oostkust, tot bij Newhaven langs de Engelse kanaalkust. In zuidelijke richting is ze reeds gemeld tot aan de monding van de Orne, op het strand van Merville-Franceville, ten zuiden van Le Havre. Waarschijnlijk heeft ze zich intussen ook al verder in Normandië gevestigd maar waarnemingen daarover ontbreken voorlopig nog. Opvallend is dat *E. directus* in vrij korte tijd zeer grote populaties opbouwt. Onderzoek naar het feit of ze daarbij de lokale *Ensis*- en *Solen*-soorten verdringt, duidt er op dat dit waarschijnlijk niet het geval is.

Inleiding

De Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus* werd in 1979, nu meer dan 20 jaar geleden, voor het eerst in Europa waargenomen. De eerste exemplaren werden gevonden in de Duitse Bocht, op de grens tussen de Duitse en de Nederlandse Waddenzee (Von Cosel et al., 1982). Waarschijnlijk werden ongeveer een jaar vroeger, in 1978, larven naar Europa gebracht in ballastwater van zeeschepen afkomstig van de Atlantische kust van Noord-Amerika, het oorspronkelijke verspreidingsgebied van *E. directus*. De soort is daarna aan een opmerkelijke opmars begonnen. Daarbij koloniseerde ze reeds een groot deel van de West-Europese kusten, niet alleen op het vasteland, maar ook in Engeland. Momenteel komt *E. directus* voor van Noorwegen tot Normandië. Bijna overal waar ze zich tot nog toe heeft gevestigd

groeit de populatie in amper drie tot vier jaar zodanig dat *E. directus* intussen bij verre de meest voorkomende molluskensoort is geworden op veel West-Europese stranden, vanaf Denemarken tot in de baai van de Somme in Noord-Frankrijk. Daarbij overtreft ze al de andere soorten in aantallen meestal met een factor 10 tot 100. Na een storm spoelen niet zelden miljoenen exemplaren aan, opeengehoopt in aanspoelsellagen die zich over vele tientallen vierkante meters uitstrekken en 10 tot 20 cm dik zijn. De schelpen van afgestorven dieren, die vaak in V-vorm openstaan, brengen door hun grote aantallen ook vaak belangrijke schade toe aan de netten van de kustvisserij.

Mijn interesse voor *E. directus* werd gewekt toen ik op 19 juli 1993 bij een bezoek aan het strand van Equihen, enkele kilometers ten zuiden van Boulogne in Frankrijk, 14 doubletten vond. Op dat ogenblik was Sangatte, even ten zuiden van Calais, de meest zuidelijke Europese locatie waarvan vondsten van *E. directus* bekend waren (Severijns en Vanhaelen, 1994). Equihen ligt ongeveer 35 km meer zuidelijk dan Sangatte. Sindsdien ben ik de opmars van *E. directus* naar het zuiden jaar na jaar blijven volgen (Severijns & Gilles, 1993; Severijns en Vanhaelen, 1994; Severijns, 1999, 2000a, 2000b). Onderstaand verslag over de huidige verspreiding van *E. directus* in Europa is dan ook voor een groot deel op eigen waarnemingen gebaseerd. Het is daarbij vooral de bedoeling een overzicht te geven van de verspreiding van *E. directus* in Europa en het mechanisme daarachter toe te lichten. Voor meer gedetailleerde informatie over dit verspreidingsmechanisme en uitgebreide ecologische aantekeningen zij verwezen naar Von Cosel et al. (1982), Essink (1985) en Kerckhof & Dumoulin (1988b).

Beschrijving van de soort

Ensis directus (foto 1 - 5) behoort tot de familie van de Pharidae (= Cultellidae) (Von Cosel, 1993). In Europa wordt ze 12 tot 17.5 cm lang (foto 3), maar exemplaren tot ongeveer 18.5 cm worden soms gevonden (Vanhaelen 1993a en collectie van de auteur). Volgens Abbott en Morris (1995) kan de soort in Noord-Amerika zelfs tot 25 cm lang worden. De schelp van *E. directus* is meestal matig tot sterk gekromd (figuur 1, foto 1-3). Vrij rechte exemplaren zijn echter niet zeldzaam (foto 4). De verhouding lengte/(grootste)breedte bedraagt gemiddeld ongeveer 6.2 (de waarde varieert tussen ongeveer 5.4 en 7.0). De schelp gaapt aan beide uiteinden en is aan de voorzijde (slotzijde) duidelijk omhoog gebogen. Het periostracum glanst sterk. Net als bij de andere *Ensis*-soorten is het patroon op de buitenzijde door twee lijnen, die samen een "V" vormen, in drie delen verdeeld. Bij verse exemplaren (met periostracum) is het kleine, bovenste deel licht olijfgroen, het centrale deel paarsachtig grijs-bruin, terwijl

het onderste deel opnieuw olijkleurig is en donkerder wordt naar de onderrand toe (zie bijvoorbeeld foto 1). *E. arcuatus* (Jeffreys, 1865) en *E. ensis* (Linnaeus, 1758)*, de twee andere min of meer gekromde *Ensis*-soorten die in West-Europa voorkomen, zijn met een lengte/(grootste)breedte verhouding van ongeveer 7.4 (6.6 – 8.2) respectievelijk ongeveer 8.0 (6.9 – 9.3) beide veel slanker dan *E. directus* (foto 7). Daarnaast verschilt *E. directus* ook van deze twee soorten (i) door de brede en ondiepe vorm van de mantelbocht, waarin bovendien een duidelijke golf aanwezig is, (ii) door het achterste spierindrucksel dat op minder dan de eigen lengte van de mantelbocht gelegen is en (iii) door het erg korte voorste spierindrucksel dat slechts ongeveer 1.4 (1.1 – 1.6) maal langer is dan het ligament, terwijl deze factor bij *E. arcuatus* ongeveer 1.9 (1.5 – 2.3, voor volwassen exemplaren) en bij *E. ensis* ook ongeveer 1.9 (1.6 – 2.2) bedraagt (foto 8). Een gedetailleerde beschrijving van de verschillende *Ensis*-soorten die in West-Europa voorkomen wordt gegeven in Van Urk, 1964a, 1964b; Von Cosel et al., 1982; Moerdijk, 2000 en Severijns, 2001.

(*) In de loop van de voorbije jaren hebben meerdere auteurs gesteld dat de door Van Urk (1964) als een nieuwe soort beschreven *E. phaxoides* niet duidelijk van *E. ensis* te onderscheiden valt zodat deze hooguit als een vorm van *E. ensis* maar zeker niet als een aparte soort kan beschouwd worden (Janssen, 1984; Moerdijk, 1986, 2000; Severijns, 2001). Na nader onderzoek handhaaft ook Van Urk (1986) niet langer twee aparte soorten, maar is hij van mening dat het hier twee ondersoorten van één soort betreft.

Levenswijze

Ensis directus leeft in fijn zand en slik, vanaf iets boven de laagwaterlijn tot een diepte van enkele tientallen meters. Net zoals vele andere tweekleppigen leeft ze van plankton, waarbij voedsel met het water door één siphon wordt opgenomen en de uitscheiding langs de andere siphon gebeurt. *E. directus* leeft loodrecht ingegraven in het zand. Daarbij bevindt zich de achterzijde, waar de siphon's naar buiten komen, het dichtst bij het oppervlak. De voorzijde, dit is de slotzijde waar zich ook de voet bevindt, zit het diepst in het zand. Wanneer het dier niet gestoord wordt bevindt de achterzijde zich meestal net aan de rand van het zand- of slikoppervlak. De kleur van de ronde siphon-openingen en van de tentakels hierrond (figuur 2) lijkt zeer goed op de kleur van de omringende bodem. Met de sterk gespierde voet kan het dier zich razendsnel in het zand ingraven. Hierbij wordt de voet eerst maximaal uitgerekt (tot ongeveer de helft van de schelpenlengte) en zet het uiteinde ervan sterk uit waardoor het in het zand wordt verankerd (figuur 2). Als het dier niet is ingegraven maar plat op de bodem ligt wordt de schelp bij deze beweging verticaal geplaatst. Daarna trekt de voet weer samen waardoor de schelp naar beneden wordt getrokken. Deze actie wordt

indien nodig verschillende malen herhaald. De smalle en langgerekte, gladde, schedevormige vorm van de schelp zorgt voor een minimum aan weerstand waardoor het ingraven zeer snel kan gebeuren.

Taxonomie

Van Urk, 1972 stelt dat *Ensis directus* (Conrad, 1843) niet de juiste naam voor deze soort is maar dat dit *E. americanus* (Binney, 1870) moet zijn. Hij argumenteert daarbij dat Conrad's beschrijving van de fossiele soort *Solen directus* uit het Mioceen niet overeenkomt met de schelp van de recente soort die door de meeste auteurs *E. directus* genoemd wordt. Volgens Van Urk is de recente soort groter dan de door Conrad beschreven fossiele *E. directus* en sterk gekromd, terwijl hij tevens verschillen aanhaalt in de richting van de voorste mantellijn, de lengte van het voorste spierindruksel, de horizontale tanden en het ligament. Hierbij dient echter opgemerkt dat de recente soort niet zelden ook recht van vorm is (foto 4). Verder heeft Van Urk slechts een beperkt aantal (minder dan 20 exemplaren) van de fossiele soort kunnen bestuderen. Volgens Von Cosel et al. (1982) vallen een aantal van de door Van Urk aangehaalde verschillen binnen de variabiliteitsgrenzen van de recente soort. Nader onderzoek van de auteur bevestigt dit. Tenslotte kon vroeger blijkbaar ook Dall (Van Urk, 1964a), na een zorgvuldige vergelijking van het fossiele Mioceen materiaal met recente schelpen, geen enkel constant kenmerk vinden waardoor de twee soorten eenduidig te onderscheiden zijn.

Introductie in Europa

De Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus* komt oorspronkelijk voor langs de Noord-Amerikaanse oostkust, van Labrador (in Canada) tot South-Carolina en Florida (Abbott & Morris, 1995). In juni 1979 werd ze door Von Cosel et al. (1982) voor het eerst aangetroffen in Europa. Dat gebeurde in de Duitse bocht, ter hoogte van Cuxhaven vóór de Elbe-monding. Waarschijnlijk werd ze daar in de eerste helft van 1978 geïntroduceerd. Er wordt verondersteld dat larven in het ballastwater van een schip dat de haven van Hamburg aanded naar Europa zijn gebracht. Terwijl schepen hun ballastwater vroeger mee terugnamen naar de plaats van inname, wordt dit sinds een 25-tal jaar meestal geloosd op de plaats van aankomst (Van Nieulande, 2000). Dit houdt natuurlijk het risico in dat vreemde dieren- en plantensoorten worden ingevoerd. Afhankelijk van uit welke haven een schip afkomstig is wordt soms wel eens controle van het ballastwater uitgevoerd, waarna dan eventueel wordt beslist om de zuurstof

hieraan te onttrekken alvorens tot lozing over te gaan, maar dit gebeurt zeker niet systematisch (IMO, 1998).

E. directus is al de vijfde mariene molluskensoort die vanaf de oostkust van Noord-Amerika in Europa geïntroduceerd wordt. De meest bekende hiervan zijn waarschijnlijk wel het muiltje *Crepidula fornicata* (Linnaeus, 1758) en de Amerikaanse boormossel *Petricola pholadiformis* (Lamarck, 1818).

Verspreiding in Europa

Nadat *Ensis directus* in de eerste helft van 1978 werd geïntroduceerd in de Duitse bocht heeft ze zich zowel in noordelijke als in zuidelijke richting verspreid (figuur 3). Tabel 1 geeft een overzicht van de verspreiding in zuidelijke richting. Voor een aantal plaatsen wordt daarin telkens de datum van de eerste vondst van *E. directus* vermeld, samen met de grootste lengte van de gevonden exemplaren en het daaruit afgeleide waarschijnlijke ogenblik van aankomst/vestiging op die plaats. Tabel 2 bevat dezelfde informatie voor de verspreiding van *E. directus* in noordelijke richting. Tabel 3, tenslotte, bevat informatie over het voorkomen van *E. directus* in Groot Brittannië.

In de bespreking van de verspreiding heb ik, om de tekst niet te overladen, de referenties weggelaten. In de tabellen zijn die wel terug te vinden.

a) Verspreiding in zuidelijke richting

De eerste jaren na de introductie in West-Europa verliep de verspreiding van *Ensis directus* eerder traag. De soort had 2,5 tot 3 jaar nodig (tot einde 1980/begin 1981) om de Bocht van Watum, bij het Eems-Dollard estuarium ter hoogte van de Nederlands-Duitse grens, te bereiken en zo de ganse Duitse Waddenzee te koloniseren (zie figuur 3). Daarna verliep de verspreiding in zuidelijke richting gedurende een vijftal jaren erg snel. Amper een jaar later (tegen het begin van 1982) was immers ook al gans de Nederlandse Waddenzee "ingenomen". Einde 1983/begin 1984 bereikte *E. directus* Scheveningen en tegen begin 1985 had ze ook al gans de Belgische kust aan haar verspreidingsgebied toegevoegd. Daarna trad er blijkbaar een vertraging in de verspreiding op. Zo duiden de eerste meldingen van *E. directus* op het strand van Blériot-Plage, bij Calais, er op dat *E. directus* zich daar pas tegen midden/einde 1990 gevestigd heeft. Rond midden 1991 had ze Quend-Plage, net ten noorden van de baai van de Somme, bereikt en sinds midden 1992 is *E. directus* ook in de baai van de Somme zelf aanwezig. In 1993 heeft ze zich gevestigd in Onival/Ault, waar de hoge krijtrotsen en keienstranden beginnen die zich zuidwaarts uitstrekken tot net voor de

baai van de Seine bij Le Havre. De verwachting was toen dat dit gebied, dat zich over ongeveer 170 km langs de Franse kust uitstrekt en waar slechts sporadisch een geschikte habitat voor *E. directus* voorkomt, de verdere verspreiding in zuidelijke richting sterk zou vertragen. Uit waarnemingen op het strand van Villers-sur-Mer op 23-VIII-1999 bleek echter dat ze zich daar al begin/midden 1996 heeft gevestigd. De meest zuidelijke locatie waar *E. directus*, voor zover bekend, tot nog toe is waargenomen is Merville/Franceville, net ten noorden van de monding van de Orne. De daar gevonden exemplaren zijn tot 170 mm lang en in hun vierde jaar, wat er op wijst dat *E. directus* in 1996 ongeveer gelijktijdig het ganse gebied tussen de mondingen van de Seine en van de Orne heeft gekoloniseerd. Omdat dit nu al vijf jaar geleden gebeurd is mag redelijkerwijs worden aangenomen dat *E. directus* intussen al weer verder is opgerukt. Daarover zijn mij echter nog geen waarnemingen bekend.

b) Verspreiding in noordelijke richting

De verspreiding in noordelijke richting (zie tabel 2 en figuur 3) verliep aanvankelijk ook eerder traag. Het duurde tot 1981, dit is 2,5 tot 3 jaar na de introductie, alvorens *Ensis directus* zich vestigde ter hoogte van Esjberg, op de westkust van Denemarken. Daarna ging het echter erg snel noordwaarts. Amper een jaar later, in 1982, bereikte *E. directus* al Fredrikshavn, op de oostkust van Denemarken. In april 1994 werden de eerste exemplaren gevonden in Lynaes, aan de ingang van de zee-inham ten noorden van Roskilde. Uit de jaarringen kon worden afgeleid dat *E. directus* zich daar in het voorjaar van 1989 gevestigd heeft. In het voorjaar van 1993 werden ongeveer 6 cm grote, typische brakwaterexemplaren, gevonden in de vloedlijn bij de jachthaven van Grömitz, ter hoogte van Lübeck (Duitsland) in het zuidwestelijk deel van de Oostzee. Hoewel er geen informatie over de groeilijnen op deze exemplaren beschikbaar is kan op basis van de afmetingen toch gesteld worden dat deze exemplaren minstens in hun tweede jaar moeten geweest zijn, zodat *E. directus* daar dus in ieder geval sinds 1992, maar mogelijk ook al vroeger, aanwezig is.

E. directus komt ook voor in Noorwegen en Zweden. In Noorwegen, komt ze voor in de Oslofjorden en vanaf daar zuidwaarts langs de kust van Aust-Agder tot Kristiansand. Ten zuiden van Kristiansand en verder naar het westen langs de Noorse kusten komt ze blijkbaar niet meer voor. Dit is niet geheel verwonderlijk vermits de kustlijn daar zeer rotsachtig is (fjorden met zeer steile rotswanden) terwijl *E. directus* een zandige, slibrijke bodem verkiest. Uit de literatuur blijkt verder dat *E. directus* zich in 1982 waarschijnlijk ongeveer gelijktijdig gevestigd heeft op de oostkust van Denemarken (Fredrikshavn) en op de daar tegenover liggende westkust van Zweden

(Tjärnö). Waarnemingen leren ook dat ze in het meer zuidelijk gelegen gebied tussen Falkenberg en Halmstad, ook op de westkust van Zweden, zeker sinds 1993 aanwezig is. Het is echter zeer waarschijnlijk dat ze zich daar al veel vroeger gevestigd heeft. Tenslotte is *E. directus* ook aanwezig voor de kusten ter hoogte van Malmö. Dit betekent dan dat bijna de ganse westkust van Zweden reeds is gekoloniseerd.

Zoals blijkt heeft *E. directus* zich dus reeds verspreid in het volledige Skagerrak en Kattegat en verder tot in het meest zuidwestelijke deel van de Oostzee. Voor zover bekend werd *E. directus* echter nog niet in het oostelijk deel van de Oostzee waargenomen. Dit houdt waarschijnlijk verband met het lage zoutgehalte in de brakke Oostzee.

c) Verspreiding in Engeland

Ensis directus komt ook voor langs de zuidoostkust en langs een deel van de zuidkust van Engeland (figuur 3). Ze werd in Groot-Brittannië voor het eerst gevonden in 1989, in Holme-next-the-Sea in het noorden van het graafschap Norfolk (Howlett, 1990). De "Marine Nature Conservation Review" op de web-site van de Britse "Joint Nature Conservation Council" (www.jncc.gov.uk/mermaid/) vermeldt waarnemingen (i) in de Wash baai en bij het nabijgelegen stadje Titchwell (in het noorden van het graafschap Norfolk), (ii) meer naar het zuiden ter hoogte van Colchester (graafschap Essex) en (iii) in het gebied ten westen van Burntwick Island, net ten zuiden van het Thames-estuarium. Deze waarnemingen dateren uit de periode van september 1992 tot augustus 1993. In de collectie van F. Kerckhof bevinden zich een 15-tal exemplaren die in mei 1993 werden verzameld in Titchwell. De grootste zijn tot 171 mm lang en waren in hun vijfde levensjaar. Hieruit blijkt dat *E. directus* daar dus minstens sinds einde 1988/begin 1989 voorkomt. In 1998 strekte het verspreidingsgebied van *E. directus* in Engeland zich reeds uit vanaf het estuarium van de Humber zuidwaarts langs de oostkust en tot in Newhaven (ongeveer 15 km ten oosten van Brighton) langs de zuidkust (Eno, 1998). Waarschijnlijk heeft ze zich intussen echter al verder westwaarts langs de Engelse kanaalkust verspreid.

In april 2000 organiseerde de strandwerkgroep een 7-daagse excursie naar Northumberland, in het noorden van Engeland. Er werden waarnemingen verricht tussen Holy Island en Druridge Bay (het gebied tussen Berwick en Newcastle). Daarbij werden exemplaren van *E. siliqua* en *E. arcuatus*, en 1 losse klep van *E. minor* gevonden, maar geen enkel exemplaar van *E. directus*. Blijkbaar is *E. directus* dus (nog) niet tot in het noorden van Engeland doorgedrongen.

Discussie

De snelle verspreiding van *Ensis directus* in noordelijke richting is vrij eenvoudig te begrijpen. De stroming in de Noordzee verloopt immers (zonder in te gaan op details) tegen uurwerkwijzerzin, d.w.z. vanuit het Kanaal via de kusten van België en Nederland naar Denemarken en Noorwegen, en vanaf de Shetland Eilanden weer zuidwaarts langs de oostkust van Schotland en Engeland naar het Kanaal. De stroming draait daarbij rond een punt dat een honderdtal kilometer ten oosten van Devil's Hole, ongeveer halfweg tussen de Firth of Forth (Edinburgh) en het Skagerrak, gelegen is.

De snelle verspreiding in zuidelijke richting is op basis van dit stromingspatroon op het eerste zicht niet eenvoudig te begrijpen. Ze wordt echter verklaard door aan te nemen dat de larven van *E. directus* drijvend op het wateroppervlak in zuidelijke richting worden meegevoerd tijdens periodes wanneer er, onder invloed van een overheersende noord- tot noordoostenwind, aan het oppervlak een tegenstroom in zuidelijke richting optreedt. Onderzoek dat in de jaren tachtig werd uitgevoerd (Essink, 1985, 1986b) heeft aangetoond dat periodes met N- tot NO-wind, waarin oppervlaktetransport tegengesteld aan de normale stromingsrichting mogelijk is, op verschillende momenten verspreid over het ganse jaar voorkomen en in duur variëren van enkele dagen tot soms zelfs enkele weken. Simulaties die aan de universiteit van Hamburg werden uitgevoerd met een computermodel voor de watercirculatie in de Noordzee hebben aangetoond dat in periodes met overwegend N- tot NO-wind die verschillende weken of langer aanhouden, verplaatsingen over een afstand van meerdere tientallen kilometers in zuidelijke richting best mogelijk zijn. Dit alles, in combinatie met het feit dat het pelagisch larvaal stadium van *E. directus* twee tot vier weken duurt en larven bijna het ganse jaar door blijken voor te komen verklaart de vrij snelle verspreiding van de soort in zuidelijke richting.

Nadat *E. directus* het gebied rond de baai van de Somme bereikt had werd ondersteld dat de Franse rotskusten tussen de baaien van de Somme en van de Seine, waarlangs over een afstand van ongeveer 170 km slechts op een zeer beperkt aantal locaties een geschikte habitat voor bivalven aanwezig is, de opmars naar het zuiden zouden tegenhouden of toch zeker sterk zouden vertragen. Het was dan ook een verrassing toen bleek dat *E. directus* zich in Villers-sur-Mer, een 20-tal km ten zuiden van de baai van de Seine, gevestigd had amper vier jaar nadat ze de baai van de Somme bereikt had. Het kan niet worden uitgesloten dat *E. directus* in de omgeving van de baai van de Seine werd geïntroduceerd via ballastwater van zeeschepen die de haven van Le Havre aandeden, zoals eerder bij de Duitse Bocht gebeurd is. Dat een lozing van ballastwater uit Noord-Amerika met larven van *E. directus* in Le Havre pas 18 jaar na de introductie in de Duitse Bocht (bij de haven van Hamburg) zou gebeuren

houdt mogelijk verband met het feit dat zeeschepen meestal eerst de meer noordelijk gelegen Europese havens aandoen. Omdat er geen meldingen zijn van vondsten van *E. directus* in het gebied tussen de mondingen van de Somme en van de Seine (voor zover bekend is dit nooit systematisch onderzocht) is het onmogelijk om uit te maken of *E. directus* in de streek van Le Havre werd ingevoerd via ballastwater, of dat ze deze streek bereikt heeft via de hoger besproken zuidelijk gerichte oppervlaktestromingen in periodes met overwegend N- tot NO-wind. Eerder had *E. directus* ongeveer 6 jaar nodig om de afstand van zo'n 150 km tussen de Belgisch-Franse grens en de baai van de Somme via dergelijk transport tegengesteld aan de normale stromingsrichting te overbruggen. Dat een vergelijkbare afstand van ongeveer 170 km op deze wijze in ongeveer 4 jaar overbrugd werd is dan zeker niet onmogelijk.

Invloed op het voorkomen van andere Enis soorten.

In het verleden werd meermaals gesuggereerd dat *Ensis directus* door haar explosieve voortplanting en snelle verspreiding de inheemse mesheften en zwaardscheden zou kunnen verdringen (zie o.a. Kerckhof & Dumoulin, 1988b). De gegevens die beschikbaar zijn voor *E. arcuatus*, *E. minor* (Chenu, 1843), *E. ensis* en *Solen marginatus* (Pulteney, 1799) van de Belgische en Noord-Franse kusten wijzen echter niet in die richting. We vatten eerst kort de toestand voor de verschillende soorten samen: Aan de Belgische kust lijken *E. arcuatus* en *E. minor* sinds enkele jaren niet meer voor te komen. Nochtans waren dit vroeger algemene soorten (zie o.a. Rappé, 1985) en werden tot 1997 regelmatig verse exemplaren gevonden, van *E. arcuatus* soms zelfs nog enkele 100-den (o.a. Severijns, 1994, 1996; Vanhaelen, 1997a, 1997b, 1998). *Solen marginatus* is nooit op regelmatige basis aan onze kust aanwezig geweest. In de voorbij vijftien jaar deden zich aan de Belgische westkust wel drie strandingen voor. Tussen april en september 1985 werden tientallen verse exemplaren gevonden (Rappé, 1985; Kerckhof, 1987) en tussen november 1992 en maart 1993 nog eens een 50-tal (Vanhaelen, 1993b). Bij de voorlopig laatste stranding, die haar hoogtepunt bereikte in de periode februari/maart 1997, werden zelfs meer dan 800 exemplaren verzameld (Vanhaelen, 1997b, 1999). Gezien de grote tijdsduur tussen deze strandingen, en vooral omwille van de grote aantallen die tijdens de laatste stranding aanspoelden, kan gesteld worden dat *E. directus* zeker het voorkomen van *Solen marginatus* voor onze kust niet negatief beïnvloedt.

Wat de situatie in Noord-Frankrijk betreft kan, op basis van de waarnemingen die ik sinds 1992 jaarlijks heb uitgevoerd op een aantal stranden tussen Boulogne en de baai van de Somme, worden gesteld dat *E. arcuatus* daar intussen ook sterk in

aantallen lijkt te zijn teruggelopen. In 1993 en 1994 werden op de meeste stranden over een afstand van slechts enkele honderden meters nog 10-tallen tot enkele 100-den exemplaren van *E. arcuatus* gevonden, waaronder een behoorlijk aantal vers (Severijns en Vanhaelen, 1994). Bij de waarnemingen vanaf 1996 werden enkel nog in Fort-Mahon vrij grote aantallen verse *E. arcuatus* gevonden (Severijns, 1999). Ook verse *Solen marginatus*, en in kleinere aantallen *E. ensis*, spoelen in Fort-Mahon nog frequent aan. Hierbij dient wel opgemerkt dat sommige stranden maar éénmaal per jaar werden bezocht waardoor de waargenomen aantallen natuurlijk sterk afhankelijk zijn van het weertype tijdens de dagen voorafgaand aan de waarnemingen. Meer zuidelijk, in Villers-sur-Mer, is er voorlopig geen duidelijke aanwijzing dat de aantallen *E. arcuatus*, *E. ensis* en *Solen marginatus* zouden afnemen, ongeveer vijf jaar nadat *E. directus* zich daar heeft gevestigd (Severijns, 2000a, 2000b).

Uit bovenstaande gegevens kan niet worden afgeleid dat er een verband zou bestaan tussen de introductie van *E. directus* en het recente verdwijnen van *E. arcuatus* en *E. minor* langs de Belgische kust en de sterke achteruitgang van *E. arcuatus* langs het grootste deel van de Noord-Franse kust tot aan de baai van de Somme. Een mogelijke competitie tussen *E. directus* en de inheemse *Ensis*- en *Solen*-soorten wordt duidelijk tegengesproken door het feit dat *E. arcuatus*, *E. ensis* en *Solen marginatus* nog steeds samen met *E. directus* voorkomen in Fort-Mahon en in het gebied ten zuiden van Le Havre, alsook door de recente grote stranding van *Solen marginatus* aan de Belgische westkust. Ook in Engeland is er tot nog toe geen enkele aanwijzing dat *E. directus* de andere *Ensis*- en *Solen*-soorten in de Britse wateren zou verdringen (Eno, 1998).

Besluit

Ongeveer 22 jaar nadat *Ensis directus* ter hoogte van de Duitse Bocht in Europa werd ingevoerd heeft ze zich over een groot gebied langs de West-Europese kusten verspreid. In het noorden komt de soort voor tot Noorwegen, heeft zich rond Denemarken verspreid tot in het zuidwestelijk deel van de Oostzee en komt ook voor langs de ganse westkust van Zweden. In zuidelijke richting komt ze voor langs de ganse Nederlandse en Belgische kust, in het zuidoosten van Engeland (van het estuarium van de Humber zuidwaarts langs de oostkust tot Newhaven langs de Engelse kanaalkust) en langs de Noord-Franse kust tot aan de monding van de Orne bij Merville-Franceville, ten zuiden van Le Havre in Normandië. Waarschijnlijk heeft ze zich echter ook al verder in Normandië gevestigd en gaat haar opmars naar het

zuiden nog steeds door. Ook in andere delen van het verspreidingsgebied is verdere uitbreiding niet uit te sluiten.

Aan de Belgische kust zijn de twee inheemse soorten *E. arcuatus* en *E. minor* sinds een vijftal jaren verdwenen. *E. arcuatus* is ook sterk achteruit gegaan of zelfs verdwenen langs het grootste deel van de Noord-Franse kust tussen de Belgisch-Franse grens en de baai van de Somme. Er is echter geen duidelijke aanwijzing dat er een verband zou zijn met de introductie van *E. directus*. Het voorkomen van *Solen marginatus* aan de Belgische kust blijkt immers niet beïnvloed te zijn door het voorkomen van *E. directus* daar, terwijl in Fort-Mahon en eveneens in het gebied ten zuiden van Le Havre *E. arcuatus*, *E. ensis* en *Solen marginatus* nog steeds samen met *E. directus* voorkomen.

Summary

The distribution of the American jack-knife clam *Ensis directus* (Conrad, 1843) (photo 1, figure 1,2) in Europe is discussed. The first specimens of this North-American species were found in 1979 in the German Bight, near the mouth of the river Elbe (Von Cosel et al., 1982). Most probably larvae were transported to Europe in 1978 with tanker ballast water. At present, about 23 years later, *E. directus* has spread considerably along the Western-European coasts. Towards the north (table 2, figure 3) it is found up to Oslo in Norway, has spread all around the Danish coast up to the south-western part of the Ostsea and occurs also along the west coast of Sweden. Southward (table 1, figure 3) it is found on the beaches of The Netherlands and Belgium, in the south-eastern part of England (from the Humber estuary southward along the east coast to Newhaven at the English channel coast (Eno, 1998) and along the French coast as far south as Merville-Franceville (south of Le Havre) in Normandy (Severijs, 2000a, 2000b). Most probably the species will continue to further extend its area of distribution, as in different parts of it suitable habitats are within reach.

The possible influence of *E. directus* on the occurrence of the local European *Ensis* and *Solen* species was discussed. Observations indicate that *E. arcuatus* (Jeffreys, 1865) and *E. minor* (Chenu, 1843) do not occur any more at the Belgian coast. Indeed, no significant quantities of fresh specimens have been found on Belgian beaches since 1997. Before, both species were very common and until 1997 relatively large amounts (for *E. arcuatus* even up to several hundred specimens at a time) were regularly washed ashore (e.g. Rappé, 1985, Severijs, 1994, 1996; Vanhaelen, 1997a, 1997b, 1998). *Solen marginatus*, has never been a common species at the Belgian coast, but from time to time, especially after several consecutive soft winters, populations of *Solen marginatus* do occur. In the past 15 years three strandings occurred: in the

period April-September 1985 (several tens of fresh specimens collected; Rappé, 1985; Kerckhof, 1987), from November 1992 to March 1993 (about 50 fresh specimens collected; Vanhaelen, 1993b), and in 1997 (more than 800 fresh specimens collected; Vanhaelen, 1997b, 1999). Since *E. directus* is present at the Belgian coast since 1985, these strandings, and especially the very large stranding in 1997, indicate that *Solen marginatus* is not affected by the presence of *E. directus*.

At the French coast *E. arcuatus* was strongly reduced in numbers or may even have disappeared also at most places between the Belgian-French border and the bay of the Somme. However, near Fort-Mahon significant numbers of fresh specimens of *E. arcuatus* can still be found, while also *Solen marginatus* (Pulteney, 1799) and *E. ensis* (Linnaeus, 1758) are still present there, albeit in smaller amounts (Severijns, 1999). In Villers-sur-Mer in Normandy, where *E. directus* arrived in 1996, *E. arcuatus*, *E. ensis* and *Solen marginatus* are also still present and their numbers seem not to have decreased (Severijns, 2000a, 2000b). It thus seems that the disappearance of *E. minor* and *E. arcuatus* in Belgium and the strong reduction or disappearance of *E. arcuatus* in the region north of the bay of the Somme in France is not related to the presence of *E. directus* there. Also in British waters there is, at far as known, no evidence that *E. directus* is competing with other species of razor clams (Eno, 1998). However, more observations and study about this would be very useful.

Met dank aan Francis Kerckhof, Frank Celen, André Delsaerdt en Koen Fraussen.

References

- Abbott, R.T. & Morris, P.A., 1995. Shells of the Atlantic and Gulf Coasts and the West Indies; Peterson Field Guides (Houghton Mifflin Company, Boston, 1995), p. 98.
- Burger, A.W., 1985. Aanvulling op het voorkomen van *Ensis directus* (Conrad, 1843) in Noordwest-Europa. De Kreukel, 21(8): 83-86. [in Dutch]
- Coelus, R., 2000. Private communication.
- Cosel, R.J. Von, Doerjes, J. & Mühlenhardt-Siegel, U., 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. [in German]
- Cosel, R. Von, 1993. The razor shells of the eastern Atlantic. Part 1: Solenidae and Pharidae I. Archiv für Molluskenkunde 122: 207-321. [in German]
- Dansey, P., 1998. A proposed key to the identification of the razor shell genus *Ensis* found in the British Isles. The Conchologist's Newsletter 145: 1-10.
- De Bruyne, R.H. & de Boer, Th.W., 1984. De Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus* (Conrad, 1843) in Nederland. Het Zeepaard, 43(6): 188-193. [in Dutch]

- Drew, G.A., 1907. The habits and movements of the razor-shell clam, *Ensis directus*, Con. Biological Bulletin, Vol. XII, No. 3: 127-138.
- Eno, N.C., 1998. The introduction to British waters of non-native marine molluscs and the implications to nature conservation interests. J. of Conch., Special Publication No. 2: 287-294.
- Essink, K., 1984. De Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus* (Conrad, 1843): een nieuwe soort voor de Waddenzee. Het Zeepaard, 44 (3): 68-71. [in Dutch]
- Essink, K., 1985. On the occurrence of the American jack-knife clam *Ensis directus* (Conrad, 1843) (Bivalvia, Cultellidae) in the Dutch wadden Sea. Basteria, 49: 73-80.
- Essink, K., 1986a. Note on the distribution of the American jack-knife clam *Ensis directus* (Conrad, 1843) in N.W. Europe (Bivalvia, Cultellidae). Basteria, 50 : 33-34.
- Essink, K., 1986b. De Amerikaanse zwaardschede, *Ensis directus*, in N.W. Europa: van Zandvoort tot Kattegat. Het Zeepaard, 46(3): 106-110. [in Dutch]
- Gürs, I., Gurs, K., Paustian, J. & Wiese, V., 1993. *Ensis directus* (Conrad) zum ersten mal in der südwestlichen Ostsee. Schriften zur Malakozoologie, 6: 79. [in German]
- Hansson, H.G., 1998. Sydkandinaviska marina flercelliga evertrebrater (Southern Scandinavian multicellular evertebrates), Utgåva (Issue) 2. Miljöavdelningen (Environment department), Länsstyrelsen i Västra Götaland (County Administrative Board of Västra Götaland). 294 pp. (*Ensis directus* is mentioned on page 166) [in Swedish]
- Howlett, D.J., 1990. The arrival in Britain of *Ensis americanus* (Binney). Conch. Newsletter, 114: 301-302.
- IMO, 1998. Alien invaders – putting a stop to the ballast water hitch-hikers. Focus on IMO (International Maritime Organization, London, UK), 23 pp.
- Janssen, A.W., Peeters, G.A. & van der Slik, L., 1984. De fossiele schelpen van onze stranden en zeegaten, tweede serie, 8 (slot). Basteria, 48(4-5): 89-220. [in Dutch]
- Jensen, K.R. & Knudsen, J., 1995. Annotated checklist of recent marine molluscs of Danish waters. Zoological Museum, Copenhagen, Denmark, 73 pp.
- Kerckhof, F., 1987. Uit het natuurhistorisch archief. De Strandvlo, 7(1): 10-15. [in Dutch]
- Kerckhof, F. & Dumoulin, E., 1987. Eerste vondsten van de Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus* (Conrad, 1843) langs de Belgische kust. De Strandvlo 7(2): 51-52. [in Dutch; English summary]
- Kerckhof, F. & Dumoulin, E., 1988a. Het voorkomen van *Ensis directus* (Conrad, 1843) langs de Belgische en Noord-Franse kust. De Strandvlo, 8(2): 102-103. [in Dutch]
- Kerckhof, F. & Dumoulin, E., 1988b. Opmerkingen naar aanleiding van de introductie van *Ensis directus* (Conrad, 1843) in de Belgische fauna. De Strandvlo, 8(2): 117-136. [in Dutch]
- MNCR, Marine Nature Conservation Review, op de web-site van de Britse "Joint Nature Conservation Council" (www.jncc.gov.uk/mermaid/).
- Moerdijk, P.W., 1986. Kleine zwaardscheden; kleine verschillen. Het Zeepaard, 46(1): 26-31. [in Dutch]

- Moerdijk, P.W., 2000. Tabel van de zwaardscheden en mesheften (Bivalvia: Solenidae & Pharidae), Tabellenserie van de Strandwerkgemeenschap, No. 29, pp.19. [in Dutch]
- Mühlenhardt-Siegel, U., Doerjes, J. & Cosel, R.J. Von, 1983. Die Amerikanische Schwertmuschel *Ensis directus* (Conrad) in der Deutschen Bucht. II. Populationsdynamik. Senckenbergiana marit., 15: 93-110. [in German]
- Nieulande, F. Van, 2000. Private communication.
- Rappé, G., 1985. Van Neptunus' overvloed. De Strandvlo, 5(2): 49-50. [in Dutch]
- Rasmussen, E., 1996. Nyt om den amerikanske knivmusling, *Ensis americanus* Gould, 1870 (= *E. directus* Conrad) I danske farvande. Flora og Fauna, 101(2): 53-60. [in Danish; English summary]
- Severijns, N. & Gilles, S., 1993. Waarnemingen van *Ensis directus* (Conrad, 1843) tussen Boulogne-sur-Mer en Le Touquet. De Strandvlo, 13(2-3): 56-67. [in Dutch; English summary]
- Severijns, N., 1994. *Solen marginatus* (Montagu, 1803) en *Ensis arcuatus* (Jeffreys, 1865) met vleesresten te Oostduinkerke. De Strandvlo, 14(1): 37-38. [in Dutch]
- Severijns, N. & Vanhaelen, M.-Th., 1994. De verspreiding van *Ensis directus* (Conrad, 1843) in Noord-Frankrijk. De Strandvlo, 14(3): 84-91. [in Dutch; English summary]
- Severijns, N., 1996. Vondsten van *Lutraria angustior* Philippi, 1844 met dood dier en *Ensis arcuatus* (Jeffreys, 1865) met vleesresten. De Strandvlo, 16(2): 76-77. [in Dutch]
- Severijns, N., 1999. Nieuwe gegevens over de verspreiding van de Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus* (Conrad, 1843) in Europa. De Strandvlo, 19(3): 126-140. [in Dutch; English summary]
- Severijns, N., 2000a. De Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus* (Conrad, 1843) nu ook in Normandië. De Strandvlo, 20(2): 47-53. [in Dutch; English summary]
- Severijns, N., 2000b. Bijkomende waarnemingen van *Ensis directus* (Conrad, 1843) in Villers-sur-Mer (Normandië). De Strandvlo, 20(3): 127-129. [in Dutch; English summary]
- Severijns, N., 2001. In prep.
- Slager, G., 1986. C.S.-verslag. Het Zeepaard, 46 (1): 9-11. [in Dutch]
- Swennen, C., 1984. Een vondst van een levende Amerikaanse zwaardschede in de Noordzee voor Texel. Het Zeepaard, 44 (4): 131-132. [in Dutch]
- Taksonomiskgruppe, 2000. www.naturforvaltning.no/temasider/main_2.phtml?sid=57&kid=56
- Urk, R.M. Van, 1964a. The Genus *Ensis* in Europe. Basteria, 28 (1-2): 13-44.
- Urk, R.M. Van, 1964b. De Nederlandse *Ensis*-soorten. Basteria, 28 (3-4): 60-66. [in Dutch].
- Urk, R.M. Van, 1972. Notes on American fossil *Ensis* species. Basteria, 36: 131-142.
- Urk, R.M. Van, 1986. Eine systematisch-nomenklatorische Frage am Beispiel der gattung *Ensis* Schumacher / Molluska Bivalvia. Soosiana, 14: 25-29. [in German]
- Urk, R.M. Van, 1987. *Ensis americanus* (Binney) te Scheveningen. Het Zeepaard, 47(2): 50-51. [in Dutch]
- Vanhaelen, M.-Th., 1993a. Hoe groot wordt *Ensis directus* (Conrad, 1843) aan de Belgische kust? De Strandvlo, 13(4): 142-143. [in Dutch]

- Vanhaelen, M.-Th., 1993b. Verse schelpen *Solen marginatus* tijdens herfst- en winterperiode 1992-93 te Oostduinkerke en Koksijde. De Strandvlo, 13(4): 149. [in Dutch]
- Vanhaelen, M.-Th., 1996. Veel leven op het Koksijdse strand na twee stormen tijdens de zomer 1996. De Strandvlo, 16(3):142-148. [in Dutch]
- Vanhaelen, M.-Th., 1997a. Koksijde-strand na 3 herfststormen in 1996. De Strandvlo, 17(1): 12-15. [in Dutch]
- Vanhaelen, M.-Th., 1997b. Grote stranding *Solen marginatus* aan de Belgische Westkust na extreme winter en februari-stormen 1997. De Strandvlo, 17(4): 127-131. [in Dutch]
- Vanhaelen, M.-Th., 1998. Overrompelende stranding van zeesterren *Asterias rubens* tijdens paasweek 1998 te Koksijde-Oostduinkerke. De Strandvlo, 18(2): 57-59. [in Dutch]
- Vanhaelen, M.-Th., 1999. Telling verse *Solen marginatus*, februaristranding 1997. De Strandvlo, 19(3): 124-125. [in Dutch]
- Wouters, K., 1995. Opmars van *Ensis directus* in Oostzee lijkt gestopt. De Strandvlo, 15(3): 102.

**Buizegemlei 111
2650 Edegem**

Tabel 1. Historiek van de verspreiding van *Ensis directus* in zuidelijke richting, vanaf de Elbe-monding (Duitsland, Nederland, België, Frankrijk). De vindplaatsen zijn gerangschikt van noord naar zuid.

Plaats	Datum eerste vondst	Grootste lengte	Referentie	Aanwezig sinds
Duitse Bocht (Cuxhaven, Elbe-monding)	06/79	juveniel	Von Cosel et al., 1982	begin / midden '78
Bocht van Watum (Eems/Dollard estuarium)	12/81	12 cm	Essink, 1984	eind '80 / begin '81
Schiermonnikoog	01/08/82	11.3 cm	De Bruyne & de Boer, 1984	eind '80 / begin '81
Ameland	08/83	14.6 cm	De Bruyne & de Boer, 1984	eind '80 / begin '81
Balgzand (Texel /Waddenzee-zijde)	07/09/82	4.5 cm	Essink, 1984	begin '82
Texel (Noordzee-kant)	04/05/84	8.2 cm	Swennen, 1984	einde '82 / begin '83
IJmuiden	03/10/85	10 cm	Slager, 1986a	einde '83 / begin '84
Zandvoort / Bloemendaal	13/11/85	11.5 cm	Essink, 1986	einde '83 / begin '84
Scheveningen	24/12/86	15 cm	Van Urk, 1987	einde '83 / begin '84
Oostduinkerke	02/04/87	10.5 cm	Kerckhof & Dumoulin, 1987	begin '85
Bray-Dunes	02/88	8.3 cm	Kerckhof & Dumoulin, 1988a	midden '86
	02/89	13.5 cm	Severijs & Vanhaelen, 1994	begin / midden '86
Leffrinckoucke	11/92	12-15 cm	Severijs & Vanhaelen, 1994	midden '89
Dunkerque	11/92	≈ 15 cm	Severijs & Vanhaelen, 1994	midden '89
Grand Fort Philippe	11/92	14.5 cm	Severijs & Vanhaelen, 1994	midden '89
Sangatte	11/92	12 cm	Severijs & Vanhaelen, 1994	midden / einde '90
Blériot-Plage	11/92	10-11 cm	Severijs & Vanhaelen, 1994	midden / einde '90
Boulogne	07/93	8.8 cm	Severijs & Gilles, 1993	einde '91 / begin '92
Equihen	19/07/93	11.2 cm	Severijs & Gilles, 1993	begin / midden '91
Hardelot	12/08/92	7.1 cm	Severijs & Gilles, 1993	begin '91
Berck-Plage	08/93	11.7 cm	Severijs & Gilles, 1993	begin / midden '91
Quend-Plage	08/93	11.0 cm	Severijs & Gilles, 1993	midden '91
Baai van de Somme	18/06/94	11.4 cm	Severijs, 1999	midden '92
Onival /Ault	19/08/96	15.1 cm	Severijs, 1999	begin / midden '93
Villers-sur-Mer	08/99	15.0 cm	Severijs, 2000a	begin / midden '96
Merville-Franceville	08/00	17.0 cm	Severijs, unpublished	begin / midden '96

Tabel 2. Overzicht van de verspreiding van *Ensis directus* ten noorden van de Elbe-monding.

Plaats	Datum eerste vondst	Grootste lengte	Referentie	Aanwezig sinds
a) Duitsland / Denemarken				
Duitse Bocht (Cuxhaven, Elbe-monding)	06/1979	juveniel	Von Cosel et al., 1982	begin / midden '78
West-Denemarken (Esbjerg)	1982	juveniel	Von Cosel et al., 1982 ; Essink, 1986a	1981
Oost-Denemarken (Fredrikshavn)	06/1984	11.2 cm	Burger, 1985 ; Essink, 1986a	begin / midden '82
Isefjord (Lynaes, bij Roskilde,DK)	4/1994 ¹⁾	13.5 cm	Rasmussen, 1996	begin 1989
Grömitz (bij Lübeck, N-Duitsland)	voorjaar 1993 ¹⁾	6.0 cm	Gürs et al., 1993 ; Wouters, 1995	1992 of 1991
b) Zweden				
Tjämnö	1986	#	H.G. Hansson, 1998	1982 ²⁾
Långasand	6/1996 ¹⁾	12.7 cm	Severijns, 1999	vóór 1993 ³⁾
Malmö	#	#	Jensen & Knudsen, 1995	vóór 1995
c) Noorwegen				
Oslo-fjord → Kristiansand (Aust-Agder)	1989	#	Taksonomisk Gruppe, 2000	vóór 1989

¹⁾ voor zover bekend²⁾ op basis van jaarringen³⁾ het betreft hier meer dan waarschijnlijk exemplaren van latere generaties

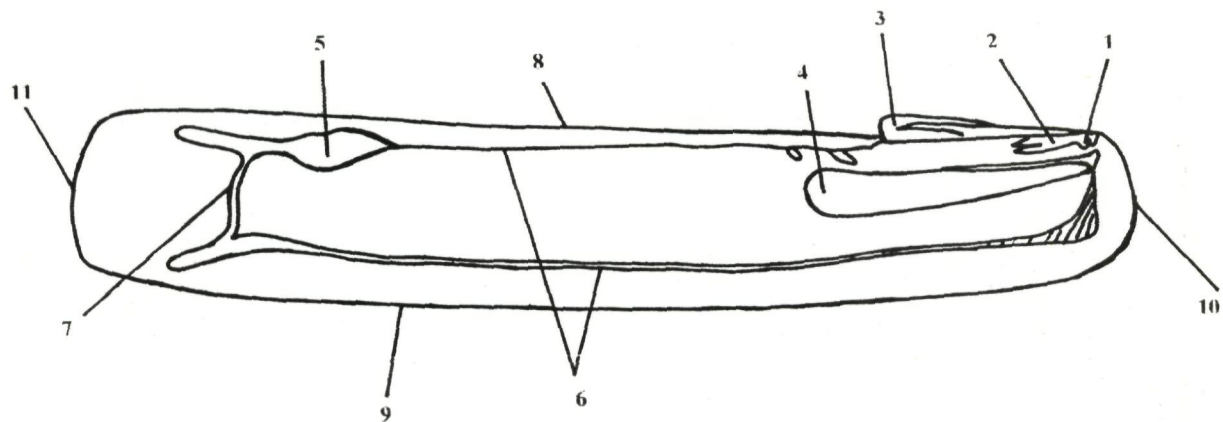
niet bekend.

Tabel 3. Overzicht van de verspreiding van *Ensis directus* in Engeland.

Plaats	Datum eerste vondst	Grootste lengte	Referentie	Aanwezig sinds
Holme-next-the-Sea (Norfolk)	1989	#	Howlett, 1990	vóór 1989
Titchwell (Norfolk)	5/1993 *)	17.1 cm	coll. F. Kerckhof	einde '88 / begin '89
Wash Bay (Norfolk)	7/1993 *)	#	MNCR	vóór 1993
Colchester (Essex)	9/1992 *)	#	MNCR	vóór 1992
ten W. van Burntwick Eil. (Thames estuarium)	6/1993 *)	#	MNCR	vóór 1993
Newhaven (15 km ten oosten van Brighton, Engels Kanaal)	#	#	Eno, 1998	vóór 1998

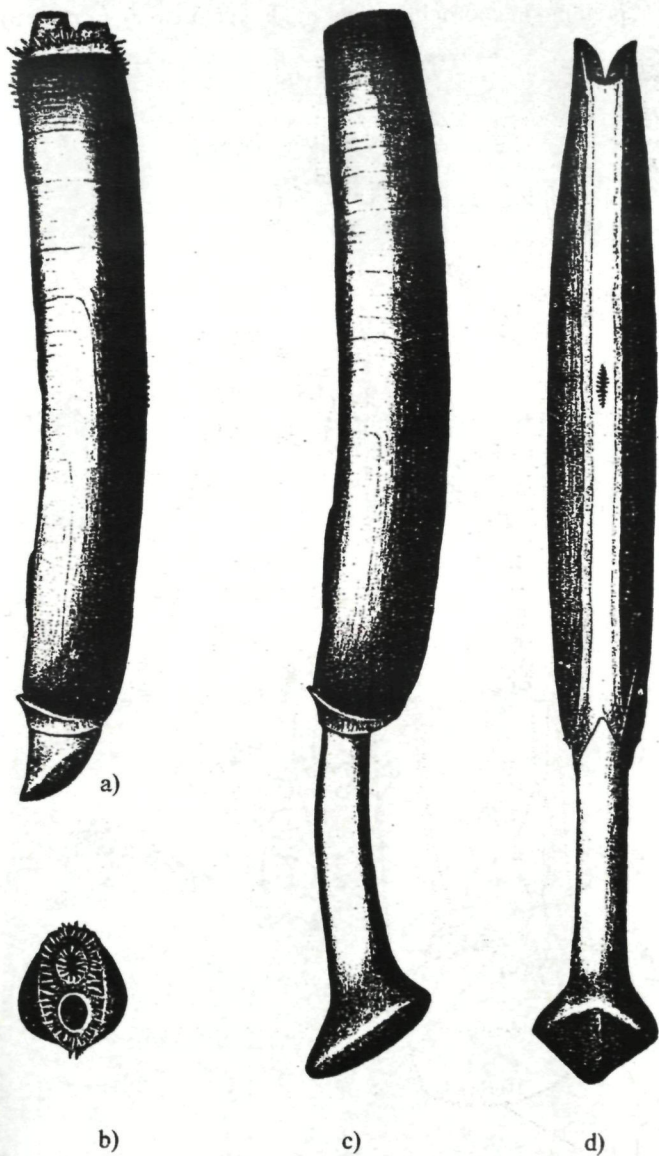
niet bekend.

*) voor zover bekend



Figuur 1. Vorm van de schelp van *Ensis directus*, met de spierindrucksels en de mantellijn. 1. verticale tanden, 2. horizontale tanden, 3. ligament, 4. voorste spierindrucksel, 5. achterste spierindrucksel, 6. mantellijn, 7. mantelbocht, 8. bovenrand, 9. onderrand, 10. voorrand, 11. achterrand

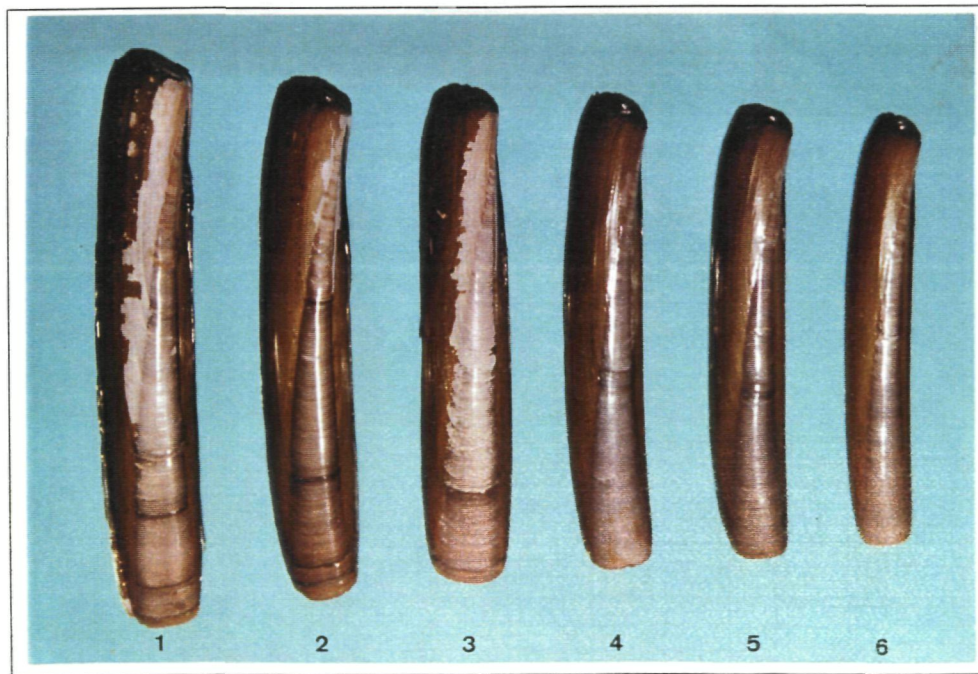
Figuur 2. Tekeningen van *Ensis directus* met dier : a) zijaanzicht met bovenaan de siphon's en onderaan een deel van de voet, b) bovenaanzicht van de siphon's, c) en d) zijaanzichten met volledig uitgestrekte voet (uit Drew, 1907).



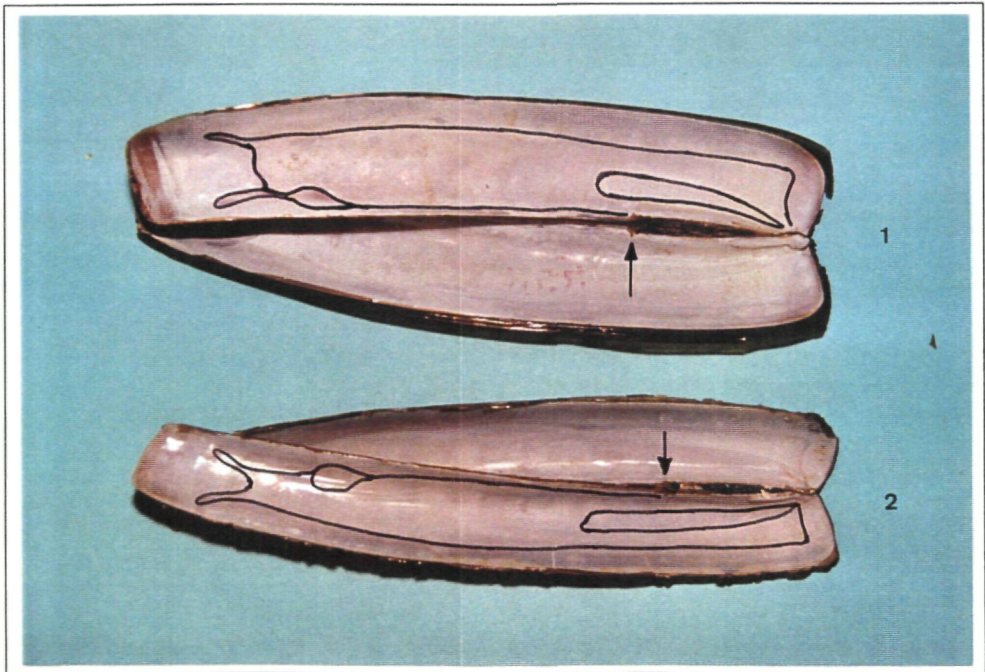
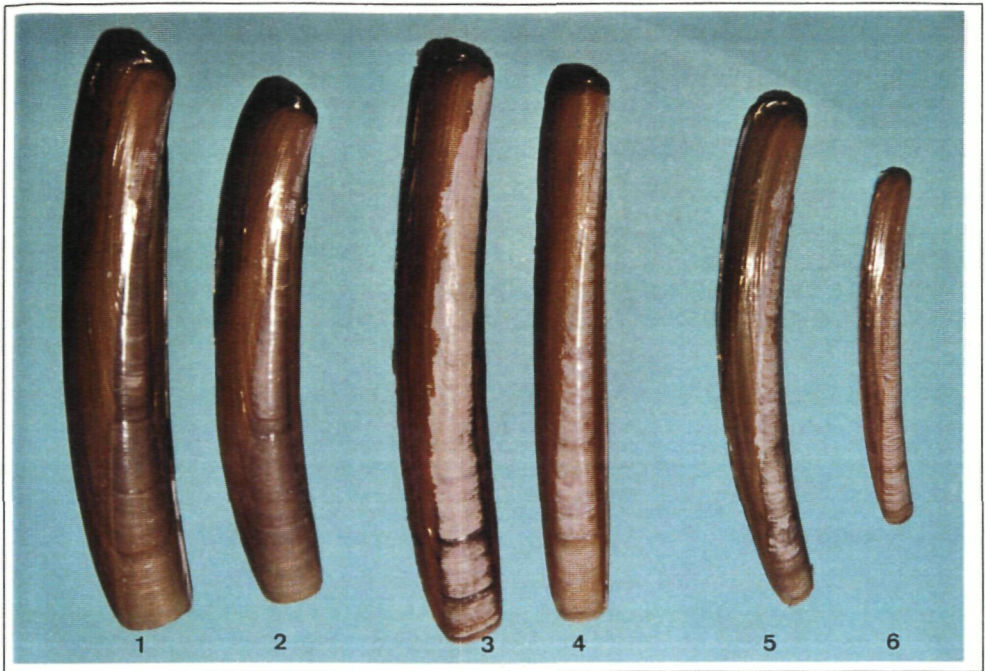
Figuur 3a. Verspreidingskaarten van *Ensis directus* in West Europa. Het "x"-teken bij Cuxhaven duidt de plaats van introductie in Europa aan. De jaartallen geven aan wanneer de soort zich op een bepaalde plaats voor het eerst gevestigd heeft. Indien het jaartal tussen haakjes staat betekent dit dat dit ook al vroeger kan gebeurd zijn. a) verspreiding in noordelijke richting; b) verspreiding in zuidelijke richting



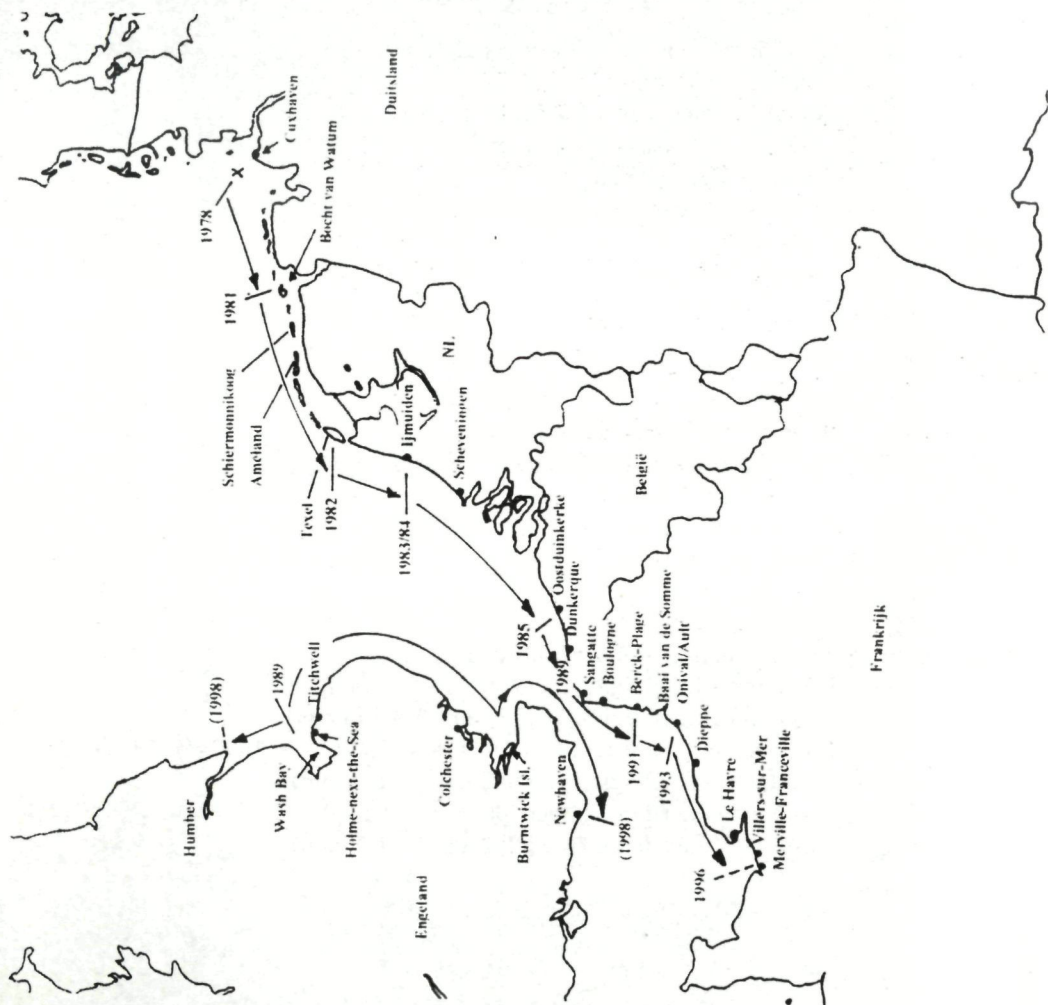








Figuur 3b. b) verspreiding in zuidelijke richting



Foto's zie middenpagina.**plaat1**

foto bovenaan: *Ensis directus*, Oostduinkerke (België), 08 juli 2000 (lengte = 111 -145 mm)

foto onderaan: *Ensis directus* van verschillende vindplaatsen in Noord-Amerika en West Europa.

1. Merville-Franceville (Frankrijk) (l = 166 mm)
2. Equihen (Frankrijk) (l = 144 mm)
3. Oostduinkerke (België) (l = 173 mm)
4. Ameland (Nederland) (l = 129 mm)
5. Langasånd (Zweden) (l = 97 mm)
6. Avalon (New Jersey, USA) (l = 125 mm)
7. Wilton (Connecticut, USA) (l = 154 mm)

plaat2

foto bovenaan: Vier grote exemplaren van *Ensis directus*.

1. Merville-Franceville (Frankrijk), augustus 2000 (l = 166 mm)
2. Fort-Mahon (Frankrijk), augustus 2000 (l = 173 mm)
3. Oostduinkerke (België), 15 juli 2000 (l = 173 mm)
4. Oostduinkerke (België), 15 juli 2000 (l = 184 mm)

foto onderaan: Rechte exemplaren van *Ensis directus*.

1. Oostduinkerke (België), mei 2000 (l = 158 mm)
2. Oostduinkerke (België), 15 juli 2000 (l = 143 mm)
3. Baai van de Somme (la Mollière, Frankrijk), 13 mei 1999 (l = 138 mm)
4. Oostduinkerke (België), 15 juli 2000 (l = 131 mm)
5. Oostduinkerke (België), mei 2000 (l = 124 mm)
6. Oostduinkerke (België), 15 juli 2000 (l = 118 mm)

plaat3

foto bovenaan: Groeireeks van *Ensis directus* (lengte: 39- 145 mm)

foto onderaan: Vergelijking met andere *Ensis*- en *Solen*-soorten uit West Europa.

1. *Solen marginatus*, Oostduinkerke (België), juni 1997 (l = 142 mm)
2. *Ensis minor*, Oostduinkerke (België), mei 1985 (l = 150 mm)
3. *Ensis siliqua*, St. Michel-en-Grève (Frankrijk), 16 april 1995 (l = 157 mm)
4. *Ensis ensis*, Villers-sur-Mer (Frankrijk), 23 aug. 1999 (l = 126 mm)
5. *Ensis arcuatus*, Fort-Mahon (Frankrijk), 26 aug. 1998 (l = 158 mm)
6. *Ensis directus*, Oostduinkerke (België), 08 juli 2000 (l = 145 mm)

plaat4

foto bovenaan: Vergelijking van *Ensis directus* met *Ensis ensis* en *Ensis arcuatus*.

1. *Ensis directus*, Oostduinkerke (België), juli 2000 (l = 145 mm)
2. *Ensis directus*, Oostduinkerke (België), juli 2000 (l = 128 mm)
3. *Ensis arcuatus*, Fort-Mahon (Frankrijk), 27 aug. 1998 (l = 147 mm)
4. *Ensis arcuatus*, Fort-Mahon (Frankrijk), aug. 1998 (l = 136 mm)
5. *Ensis ensis*, Villers-sur-Mer (Frankrijk), 23 aug. 1999 (l = 126 mm)
6. *Ensis ensis*, Anglessay (Engeland) (l = 88 mm)

foto onderaan: Vergelijking van de spierindrucksels en de mantellijn van *Ensis directus* en *Ensis arcuatus*. De pijlen duiden het einde van het ligament aan.

1. *Ensis directus*, Oostduinkerke (België)
2. *Ensis arcuatus*, St. Jacut (Frankrijk), 17 april 1999