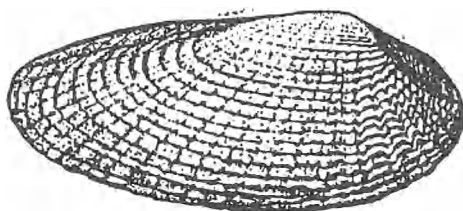
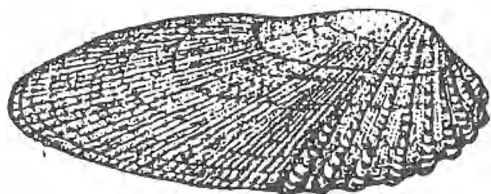


De Strandvlo, 13(1): 3-39 (1993).

**100 jaar na de invasie van de Amerikaanse boormossel:
de relatie *Petricola pholadiformis* LAMARCK, 1818 /
Barnea candida LINNAEUS, 1758.**



door **Dirk Wouters**

Inhoudsopgave.

1. Inleiding.
2. Systematiek en nomenclatuur.
3. Kroniek van de invasie van *Petricola pholadiformis* in NW-Europa.
 - a. Voorgeschiedenis.
 - b. Eerste vondsten: de opmars in NW-Europa.
 - i. Engeland.
 - ii. België.
 - iii. Frankrijk.
 - iv. Nederland.
 - v. Duitsland en Denemarken.
 - c. De rol van de zeestromingen in de verspreiding.
4. *Petricola pholadiformis* en *Barnea candida* in de Belgisch-Nederlandse literatuur.
5. Actuele verspreiding.
 - a. *P. pholadiformis* en *B. candida* in NW-Europa.
 - b. *P. pholadiformis* in Zuid-Europa.
 - c. *P. pholadiformis* in Noord- en Zuid-Amerika.
 - d. *P. pholadiformis* aan de Westafrikaanse kust.
6. Habitat en levenswijze (algemeen).
7. Habitat aan de Belgische kust.
8. Verhouding *P. pholadiformis*/*B. candida*.
 - a. Resultaten strandonderzoek.
 - b. Interpretatie gegevens.
9. *B. candida* en *P. pholadiformis* aan het Nederlandse strand.
10. Grootte van de Belgische boormossels.
 - a. Resultaten strandonderzoek.
 - b. Interpretatie van de gegevens.
11. Variabiliteit in schelpvorm.
 - a. Resultaten strandonderzoek.
 - b. Interpretatie van de gegevens.
12. Links/rechts-effecten bij beide soorten.
 - a. Resultaten strandonderzoek.
 - b. Interpretatie van de gegevens.
13. Summary.
14. Geciteerde literatuur.
15. Overige literatuur.

1. Inleiding.

Sinds 1901 is de Amerikaanse boormossel *Petricola pholadiformis* een algemene verschijning aan de Belgische kust. Niet alleen in België, maar ook aan de andere kusten van de landen die aan de Noordzee grenzen, was de invasie van deze Amerikaanse bivalve massaal. Reeds zeer vlug stelden alle strandonderzoekers vast dat onze inheemse Witte boormossel *Barnea candida* verdrongen werd door de Amerikaanse, net zoals heden ten dage onze inheemse Ensis-soorten verdrongen worden door de Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus*.

Invasies van Amerikaanse soorten zijn echter niet zo uitzonderlijk. Zo komen de volgende bivalven zowel voor aan de Amerikaanse als aan de Noordzeekusten: de Mossel *Mytilus edulis*, Paardemossel *Modiolus modiolus*, Schilferige dekschelp *Pododesmus squamula*, Japanse oester *Crassostrea gigas*, Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus*, Kleine tafelmesheft *Ensis minor*, Nonnetje *Macoma balthica*, Strandgaper *Mya arenaria*, Afgeknotte gaper *Mya truncata* en de Noorse rotsboorder *Hiatella arctica*. Omgekeerd gebeurt het ook wel eens dat een Europese soort Amerika verovert; dit was o.m. het geval voor onze Gewone alikruik *Littorina littorea*. Door zulke invasies - vrijwel altijd in de hand gewerkt door de mens - wordt de onderlinge verhouding tussen de molluskensoorten dikwijls grondig gewijzigd.

Al gauw was iedereen het erover eens dat de Amerikaanse boormossel van aan het Nauw van Calais tot aan de Deense eilanden algemener voorkomt dan de Witte boormossel. Er werd zelfs een ogenblik gevreesd voor het totale verdwijnen van *B. candida*. Met dit artikel wil ik o.m. aantonen dat het gevaar hiervoor niet zo groot is. *B. candida* weet zich niet alleen stand te houden aan de Belgische kust, maar is zelfs op verscheidene plaatsen opnieuw algemener dan *P. pholadiformis*.

Het door mij verrichte strandonderzoek werd uitgevoerd tussen juni en oktober 1992 onder gelijkaardige

weersomstandigheden: overwegend zwakke noordoostenwind. Ik heb met opzet dagen met kalm weer uitgekozen, omdat b.v. tijdens stormperiodes zodanig veel exemplaren op het strand geworpen worden dat nauwkeurige tellingen niet meer mogelijk zijn. Alle boormossels werden verzameld tussen de hoogste vloedlijn en de gemiddelde tijlijn.

Over *P. pholadiformis* werd er betrekkelijk weinig gepubliceerd; de meeste artikels dateren van het begin van deze eeuw ten tijde van de invasie. De meest interessante studie werd gemaakt door DUVAL (1963). Ook een Belgisch onderzoek (JOCQUE & VAN DAMME, 1971) bracht interessante gegevens over zowel de Amerikaanse als de Witte boormossel aan het licht.

Dit artikel werd mede mogelijk gemaakt door de bereidwillige hulp van (in alfabetische volgorde): R. BANK (Nederlandse Malacologische Vereniging), Mevr. M.L. BUYLE (Société Belge de Malacologie), T. DE BOER (Schelpenwerkgroep Friesland), R. DE BRUYNE (Instituut voor Taxonomische Zoölogie, Amsterdam), E. DUMOULIN (De Strandwerkgroep, België), Mrs. S. GABE (Redpath Museum, Montréal, Canada), M. GHESQUIERE (Association Française de Conchyliologie), A. GMELIGMEYLING (Strandwerkgemeenschap, Nederland), B. METIVIER (Laboratoire de Malacologie, Paris), G. POPPE (Belgische Vereniging voor Conchyliologie) en W. RESSELER (Universitaire Instellingen Antwerpen).

Antwerpen, 17 januari 1993.

2. Systematiek en nomenclatuur.

Petricola pholadiformis LAMARCK, 1818

Orde: Eulamellibranchia
Suborde: Heterodonta
Superfamilie: Veneroidea
Familie: Petricolidae

Synon.: *Petricolaria pholadiformis* (LAMARCK, 1818)
Petricola fornicata (SAY, 1822)
Gastronella tumida (VERRILL, 1872)
Petricola lata (DALL, 1925)

Nederlandse naam: Amerikaanse boormossel
Franse naam: Pholade américaine, Pétricole
Engelse naam: American piddock
Amerikaanse naam: False angel wing
Duitse naam: Amerikanische Bohrmuschel, Engelsflügel

Barnea candida (LINNAEUS, 1758)

Orde: Eulamellibranchia
Suborde: Adapedonta
Superfamilie: Adesmoidea
Superfamilie: Pholadidae

Synon.: *Pholas parvus* (LISTER, 1685)
Pholas candidus (LINNAEUS, 1758)
Pholas candida (LINNAEUS, 1758)
Barnia candida (LINNAEUS, 1758)
Holopholas candida (LINNAEUS, 1758)
Pholas papyraceus (SPENGLER, 1792)
Barnea spinosa (RISSO, 1826)
Pholas dactyloides (DELLE CHIAJE, 1829)

Nederlandse naam: Witte boormossel
Franse naam: Pholade blanche
Engelse naam: White piddock
Duitse naam: Weisse Bohrmuschel

3. Kroniek van de invasie van *P. pholadiformis* in NW-Europa.

a. Voorgeschiedenis.

Tijdens de 18de en het begin van de 19de eeuw waren onze kusten van Denemarken tot Spanje nog voor een groot deel bedekt door natuurlijke oesterbedden, gevormd door *Ostrea edulis*. De industriële revolutie bracht grondige wijzigingen met zich in de levens- en eetgewoonten van de mensen, niet in het minst door de uitbouw van het spoorwegennet.

In de tweede helft van de 19de eeuw werd de oester een populaire lekkernij in West-Europa. Zo werden op de Londonse vismarkt in het jaar 1864 niet minder dan 500 miljoen oesters verkocht. Overal in Europa werden de oesterbedden massaal leeggeplunderd; ook de kleine jonge oesters werden daarbij niet ontzien. Tegen het einde van de 19de eeuw waren de oesterbedden niet meer dan een herinnering. De beschermingsmaatregelen die in enkele landen werden uitgevaardigd kwamen veel te laat.

Om de vraag naar oesters bij de vele verbruikers tegemoet te komen besloten de vissers uit de streek van Arcachon in 1869 oesters uit Portugal in te voeren. Zo werd *Crassostrea angulata*, die hoofdzakelijk in de monding van de Taag leefde, aan de kust van Arcachon uitgezet. Tussen 1869 en 1875 werden 25 à 30 miljoen Portugese oesters per jaar ingevoerd. Ook de Engelsen besloten oesters te importeren. Zij kozen voor de Amerikaanse oester *Crassostrea virginica*. In welk jaar de Engelsen precies met de import van *C. virginica* startten heb ik echter -wegens tijdsgebrek- niet kunnen achterhalen. De invoer van deze oester-soort bracht echter enkele ongenode gasten met zich. Eén van deze nieuwkomers was de boormossel *P. pholadiformis* of "False angel wing", zoals ze in Noord-Amerika wordt genoemd. Een andere welgekende soort is het Muiltje *Crepidula fornicata*. In tegenstelling echter tot

de Portugese oester, heeft de Amerikaanse zich nooit zonder menselijke hulp kunnen voortplanten aan de Engelse kust. Zo beschouwt TEBBLE (1966) *C. virginea* als niet behorend tot de Engelse malacofauna.

b. Eerste vondsten van *P. pholadiformis*: de opmars in NW-Europa.

i. Engeland.

Alhoewel de Deen SCHLESCH (1932) van mening is dat de Amerikaanse boormossel zich reeds rond 1875-1880 in het zuidelijk deel van de Noordzee gevestigd zou hebben, werd de eerste vondst pas in 1890 gedaan door W. CROUCH aan het strand van Cricksea in Essex. Tussen 1880 en 1890 zou de soort, volgens H. SCHLESCH, steeds verkeerdelijk voor *B. candida* gehouden zijn. Het is echter vooral vanaf 1895 dat *P. pholadiformis* haar opmars begint. In 1895 wordt ze door J. COOPER gesignaleerd in Burnham-on-Crouch, in 1896 te Shellness in Kent (vinder: J. COOPER), Herne Bay in Kent (vinder: KENNARD), en Warden Point op het eilandje Sheppey (vinder: S. CARTER) (CARTER, 1907; COOPER, 1896; SCHLESCH, 1911). Nadien worden nog vondsten gemeld door A. MAYFIELD te Lowestoft en Felixstowe, en door KENNARD te Dunwich, Suffolk. In 1907 bereikt *P. Pholadiformis* uiteindelijk Sutton-on-Sea en Mablethorpe in Lincolnshire (CARTER, 1907; MAYFIELD, 1908). Daar stopt echter de noordwaartse verspreiding aan de Engelse kust. De soort slaagt er niet in om de monding van de Humber over te steken, vooral door de zeestromingen die langs de oostelijke kust van noord naar zuid lopen. Zuidelijk komt *P. pholadiformis* niet verder dan Shellness in Kent. De grootste concentraties vestigden zich nabij de monding van de Thames.

ii. België.

België was het tweede Europese land dat de Amerikaanse "imperialist-avant-la-lettre" inpalmde. Vol-

gens de reeds eerder geciteerde H. SCHLESCH (1932) zou een Brugse verzamelaar en lid van de "Société royale Zoologique et Malacologique de Belgique" reeds tussen 1883 en 1885 een exemplaar gevonden hebben van *P. pholadiformis*, en dit tussen De Panne en Koksijde. Dit bericht wordt echter door geen enkele andere bron gestaafd. Overigens, indien dit zou kloppen, dan zou de eerste vondst voor Europa dus in België gedaan zijn, en dit jaren voordat ze aan de Engelse kust werd waargenomen, wat vrij onwaarschijnlijk is. Algemeen wordt aangenomen dat het K. LOPPENS is die het eerste exemplaar vond. LOPPENS (1902) bericht er als volgt over: "Reeds in 1899 heb ik *P. pholadiformis* gevonden op het strand van Nieuwpoort-Bad; voordien had ik ze nooit aan onze kust gevonden. Sindsdien vind ik er altijd, ofwel lege doubletten, ofwel volledig met het dier er nog in, dikwijls zelfs levend. Sedert twee jaar bewaar ik twee exemplaren (met dier) op formol, een grote en een kleine. Ik had hen levend gevonden en kon hen enige tijd in mijn aquarium observeren".

Een jaar later vond P. DUPUIS meerdere jonge exemplaren in De Haan. Ik laat de vinder even aan het woord: "Tijdens de zomer van 1900 had ik in De Haan a/zee tal van schelpen verzameld, waaronder talrijke kleine pholades, die ik naar huis meenam zonder ze nader te bekijken. Thuisgekomen in Brussel merkte ik op dat verscheidene van de zogenaamde kleine pholades in werkelijkheid exemplaren waren van *P. pholadiformis*, die tot dusver alleen van de Amerikaanse kusten gekend is. De verzamelde boormossels waren alle van kleine afmetingen en werden levend verzameld". Ook te Oostende werden door de auteur enkele exemplaren verzameld. In 1901 vond Dr. PUTZEYS reeds veel grotere exemplaren aan het strand van Wenduine. Datzelfde jaar werd de Amerikaanse boormossel reeds overvloedig aangetroffen tussen Blankenberge en Klemskerke (DUPUIS & PUTZEYS, 1902).

In 1907 schrijft de Franse natuuronderzoeker A. GIARD dat volgens jonge Belgische zoölogen, die regelmatig op bezoek kwamen in het zoölogisch station

van Wimereux, *P. pholadiformis* bezig was beetje bij beetje *B. candida* te verdringen tussen Nieuwpoort en De Panne (GIARD, 1907). SCHOUTEDEN (1907) bevestigt dat de Amerikaanse boormossel zich aan heel de Belgische kust gevestigd had.

iii. Frankrijk.

Volgens SCHLESCH (1932) werden de eerste exemplaren in 1903 te Duinkerke gevonden, wat niet zo verwonderlijk is. Drie jaar later meldt DES LESDAIN (1906) dat de Amerikaanse boormossel reeds algemeen voorkomt in Duinkerke, wat op de sterke voortplantingscapaciteit van deze soort wijst. Toch verloopt de opmars in zuidelijke richting vrij traag. GIARD (1907) zegt de soort in 1907 nog niet aan de kusten van het departement Pas-de-Calais te hebben waargenomen, maar hij verwachtte toch dat ze Calais ging veroveren. Dit gebeurde dan ook, maar toch pas rond 1910. Uiteindelijk bereikt *P. pholadiformis* in 1914 haar "terminus" Boulogne s/mer. Het verspreidingsgebied in Frankrijk bleef dus erg beperkt, hoofdzakelijk te wijten aan de heersende zuid-noord kuststroming.

iv. Nederland.

In Nederland werd de eerste vondst gemeld door ICKE (1907). Zij vond *P. pholadiformis* op 3 km ten noorden van Noordwijk. Aangezien het een doublet was veronderstelde ze dat het dier in de onmiddellijke nabijheid van de vindplaats moet geleefd hebben. In haar artikel vermeldt zij dat er reeds vondsten bekend zijn van Essex, Kent en Oostende. Nadien bleek dat de vondst van mevrouw H. ICKE niet de eerste was.

Na onderzoek van de schelpencollectie van het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden bleek dat de eerste exemplaren gevonden werden door dhr. W.C. VAN HEUM, en wel te Domburg en Scheveningen (VERNHOOT, 1914). DENKER (1907) meldt dat op het Balg-

zand, niet ver van Den Helder, door Dr. VAN BREEMEN voor het eerst levende dieren werden ontdekt, waar ze eendrachtig samenleefden met *B. candida*. Bij wijze van anekdote wil ik hierbij Carl DENKER zelf even aan het woord laten: "Vroeger waren hier (Den Helder) lege schelpen gevonden aan 't strand. 'k Heb er mijn verzameling eens op nagekeken en had ze ook. Maar door 't oppervlakkig waarnemen heb ik ze steeds voor boormosselschalen gehouden. Nu komt oppervlakkig waarnemen niet te pas, maar wie denkt hier zo'n Amerikaan te vinden? Enfin, dat is geen verontschuldiging ...". Andere vindplaatsen door VERNHOUT (1914) genoemd zijn: Vlieland (1906), Texel (1908), Katwijk (1909), Renesse (1911).

Aangezien *P. pholadiformis* reeds in 1906 op Vlieland werd aangetroffen, kan verondersteld worden dat ze toen reeds aan de hele Nederlandse kust voorkwam. VERNHOUT (1914) bevestigt de snelle achteruitgang van *B. candida*: "Ik kan de bevindingen van dhr. GIARD en dhr. PELSENEER bevestigen, die veronderstellen dat aan de Belgische kust *P. pholadiformis* op weg is om *Pholas candida* te vervangen. Deze herfst (september 1912) vond ik in Domburg uitsluitend *P. pholadiformis*, geen *Pholas candida*. Laatstgenoemde soort heb ik hier vele jaren geleden nochtans in grote hoeveelheden verzameld".

v. Duitsland en Denemarken.

In Duitsland worden alle eerste vondsten uit het Waddengebied gemeld. Tijdens een excursie van het Biologisch Station Helgoland o.l.v. Dr. WOLF in juni 1906 werd met een garnaalkor de turfgronden tussen de eilanden Norderney en Juist geëxploreerd. Uit het bodemstaal dat werd bovengehaald werden 49 boormossels gehaald: 20 ex. van *Zirfaea crispata*, 10 ex. van *B. candida* en 19 ex. van *P. pholadiformis* (BOETTGER, 1907). C. BOETTGER zelf vond de eerste Amerikaanse boormossel in de Waddenzee bij Sylt. BOETTGER zette zijn onderzoek voort op de andere Waddeneilanden, en vond

ze tenslotte overal tussen de Noordfriese eilanden en het vasteland, bij Röm, Föhr, Amrum en Halligen. Hij vond ze vooral op beschutte plaatsen; hoe leemachtiger de grond, hoe meer Amerikaanse boormossels hij vond.

Een jaar later reeds, in 1907, werden door SCHLESCH (1937) de eerste vondsten gemeld voor Denemarken, meer bepaald van de eilanden Fanö en Manö in Zuidwest Jutland. Vervolgens deed *P. pholadiformis* de Deense Noordzeekust aan. SCHLESCH (1911) citeert als vindplaatsen: Blaavandshuk (1908), Harboøre (1909), Vig-sö-bay (1910) en Svinklöv. Op bijna al deze plaatsen werd *P. pholadiformis* in gezelschap aangetroffen van *B. candida* en *Z. crispata*. In 1910 had de Amerikaanse boormossel tenslotte ook het Skagerak bereikt (Rubjery, Noord-Jutland). Gedurende lange tijd leek het er op dat *P. pholadiformis* haar noordelijkste punt had bereikt. Toch slaagde de soort erin na 20 jaar het Kattegat te bereiken en belandde daarmee in het westelijke deel van de Oostzee. De eerste losse klep werd gemeld door GRAHLE (1932). Hij vond ze in 1930 in Wenningbund. Een team van de universiteit van Kopenhagen vond de eerste Oostzee-exemplaren te Strandby, ten noorden van Frederikshavn.

c. De rol van de zeestromingen in de verspreiding.

Gezien de Amerikaanse boormossel, net zoals de andere boormossels (Petricolidae, Pholadidae) een sedentaire levenswijze heeft -ze heeft een vaste verblijfplaats- lijkt de snelle verspreiding ervan langs de Europese kusten op het eerste zicht misschien een vreemde zaak. De Petricola's zijn in hun volwassen stadium niet tot migreren in staat. De larven ervan echter kennen een planktonisch stadium in hun ontwikkeling, waardoor ze in de waterkolom met de stroming kunnen meegevoerd worden. Het is vooral de Belgische zoöloog Paul PELSENEER (1914) geweest die het belang

van de zeestromingen heeft aangetoond in de verspreiding van de boormossels.

Langs de Britse Westkust loopt de zeestroming van noord naar zuid tot aan de monding van de Humber (tussen 53° en 54° NB). Langs de Britse Oostkust en de continentale kust loopt ze van zuid naar noord: van het Nauw van Calais tot de Deense eilanden. Het is precies in deze richtingen dat de veroveringstocht van *P. pholadiformis* verlopen is.

4. *P. pholadiformis* en *B. candida* in de Belgisch-Nederlandse literatuur.

Met Belgisch-Nederlandse literatuur bedoel ik de strand- en schelpenboeken die na de invasie van de Amerikaanse boormossel in België en Nederland werden uitgegeven.

Voor zover ik heb kunnen nagaan was de eerste auteur die *P. pholadiformis* vermeldde DORSMAN (s.a.) in "De schelpen van ons strand en hoe ze te herkennen", waarvan het juiste jaar van uitgifte nergens vermeld wordt. Hij betitelt de soort als "zeer zeldzaam", en in veenstukken samenlevende met *B. candida*. HEINSIUS & JASPERS (1913) stellen in "Het Strandboekje" dl. 1, dat de Amerikaanse boormossel: "de laatste tijd op verschillende plaatsen aan onze kust is waargenomen". Zij hebben het voor het eerst ook over de verdringing van *B. candida* door *P. pholadiformis*. In hetzelfde jaar publiceert VERBRUGGHE (1913) in Oostende haar atlasje "Schelpen van de Noordzee". Hierin geeft Léonce VERBRUGGHE zelfs enkele details over het voorkomen van de Amerikaanse boormossel aan de Belgische kust. Ik citeer: "reeds zeer algemeen tussen Oostende en Wenduine, algemeen tussen Nieuwpoort en Oostende, tamelijk algemeen in De Panne, tamelijk zeldzaam tussen Heist en Knokke". In het strandboek "Le long de nos plages" meldt VERHAS (1925) dat de eerste vondsten van *P. pholadiformis* gedaan werden door DUPUIS en PUT-

ZEYS. Hij stelde ook vast dat de soort hier zodanig goed gedijt dat de Witte boormossel op het punt staat te verdwijnen.

HANA (1938) is in zijn "Zee, strand en duin" niet zo pessimistisch over *B. candida*: "Zelfs menen sommigen dat de gewone boormossel bezig is verdrongen te worden. Maar zo'n vaart zal het niet lopen, want er is plankton genoeg in de zee en dus zullen beide soorten elkander zeker het brood niet uit de mond nemen". Toch schrijft hij in "Weekdieren" 1ste deel (HANA, s.a.): "En sindsdien is het waarlijk op zijn Amerikaans gegaan! Met grote snelheid werden de resten van *Petricola* veelvuldiger op het strand, en al spoedig ging het er naar uitzien dat de inlandse soort in aantal afnam. Zover is het in onze dagen al gekomen dat we grote hoeveelheden Amerikaanse boormosselen vinden en eigenlijk maar erg weinig Witte, zodat het lijkt of de oorspronkelijke soort door de buitenlandse verdrongen wordt, al kunnen we er ons niet goed een voorstelling van vormen hoe".

Ook KAAS & TEN BROEK (1942) in hun "Nederlandse zee-mollusken" en PRUD'HOMME VAN REINE (1940) in "Wat vind ik aan het strand" spreken over het verdringen van *B. candida* door *P. pholadiformis*. De meest volledige informatie wordt gegeven door VAN BENTHEM JUTTING (1943) in de "Fauna van Nederland"; met gegevens over de eerste vondsten in Engeland, België en Nederland en de noord- en zuidwaartse verspreiding van de Amerikaanse boormossel. Gewoonweg verkeerde informatie geeft VAN NES (1955) in "Schelpen op ons strand": "In 1913 het eerst hier aangetroffen. Is nu vrij algemeen".

Tenslotte getuigen ook nog twee Belgische auteurs over het algemeen voorkomen van *P. pholadiformis*. BAUDET (?1947) schildert de Amerikaanse boormossel in "De schelpen van de Belgische kust" af als "zeer algemeen" voorkomend en de Witte als "vrij algemeen". VERSTRAELEN (1966), die in zijn boekje "Schelpen aan de Belgische kust" een onderverdeling maakt naar het voorkomen van de schelpen, plaatst *B. candida* in de categorie "weinig gemakkelijk tot moeilijk te vinden".

"Op sommige plaatsen algemeen, op andere moeilijker aan te treffen. De Haan, Bredene, Wenduine". De Amerikaanse boormossel rekent hij tot de meest algemeen voorkomende soorten: "langsheen de gehele kust, bijzonderlijk algemeen rond Oostende".

5. Actuele verspreiding.

a. *P. pholadiformis* en *B. candida* in NW-Europa.

Petricola pholadiformis

Sinds de jaren twintig is er weinig verandering opgetreden in het verspreidingsgebied van de Amerikaanse boormossel. In het Noorden heeft ze zich nog wel weten te vestigen aan de kusten van Zuid-Noorwegen. In de Oostzee heeft ze nooit goed kunnen gedijen; ze is er zeker niet algemeen. In het Zuiden werd Bologne het meest zuidelijke punt van de continentale kust. Aan de Engelse kusten bleef de verspreiding hoofdzakelijk beperkt tot de Zuidoostkust en de Thames-monding. Ten noorden van de Thames-monding blijkt ze sterk achteruit gegaan te zijn (SEAWARD, 1990).

Barnea candida

Het verspreidingsgebied van de Witte boormossel was steeds veel groter dan dit van haar Amerikaanse concurrent. Ze kwam practisch aan alle kusten van NW-Europa voor, van het noorden van Noorwegen tot het zuiden van Het Kanaal, alsook aan bijna alle Engelse en Ierse kusten. Toch wordt op diverse plaatsen een grote achteruitgang gemeld, vooral aan de Duitse, Deense en Noorse kusten. Verder ook in het noorden van Ierland (SEAWARD, 1990).

Deze achteruitgang heeft m.i. niets te maken met de concurrentie van de Amerikaanse boormossels. Immers;

op diverse plaatsen waar afname -of zelfs het totale verdwijnen- werd vastgesteld komt *P. pholadiformis* niet voor. Overigens geldt deze achteruitgang niet alleen voor *B. candida*, maar ook voor de Ruwe boormossel *Zirfaea crispata*.

b. *P. pholadiformis* in Zuid-Europa.

Over de aanwezigheid van de Amerikaanse boormossel in Zuid- en Zuidoost-Europa bestaat er wel enige verwarring. *P. pholadiformis* is er immers pas tijdens de laatste decennia in geslaagd zich in zuidelijke richting, de Middellandse Zee dus, uit te breiden. ZIEGELMEIER (1957) maakt er nog geen melding van. NORDSIECK (1969) noteert wel haar voorkomen in de Middellandse Zee. Andere auteurs, zoals TEBBLE (1966), ABBOTT & DANCE (1982) menen daarenboven dat de soort ook in de Zwarte Zee zou voorkomen. Toch ben ik van mening dat het voorkomen van *P. pholadiformis* in de Zwarte Zee zeer twijfelachtig is. Zelfs in de Middellandse Zee is de Amerikaanse boormossel een vrij zeldzame verschijning. Volgens de Italiaanse auteurs D'ANGELO & GARGIULLO (1978) komt ze voor in een zone die zich beperkt tot de westelijke Middellandse Zee, meer bepaald aan de Spaanse, Franse, Italiaanse en Noordafrikaanse kusten. Aangezien *P. pholadiformis* niet gesignaleerd wordt in Griekenland en Turkije is het toch zeer onwaarschijnlijk dat de larven tot in de Zwarte Zee geraakt zijn. Dat ze in de Middellandse Zee vrij zeldzaam voorkomt hoeft geen verwondering te wekken, gezien de biotopen aldaar voor haar niet zo gunstig zijn, en ook omdat ze daar de concurrentie moet dulden van *Petricola litophaga*.

Zeker is ook dat ze niet in de Adriatische Zee voorkomt, althans voortgaande op de gegevens van COSSIGNANI (s.a.). *B. candida* tenslotte komt zowel voor in de Zwarte Zee als in de Middellandse Zee.

c. *P. pholadiformis* in Noord- en Zuid-Amerika.

De Atlantische Oostkust van Noord-Amerika wordt over het algemeen als de bakermat van deze boormossel gezien. Het noordelijkste verspreidingsgebied is Prince Eduard Island in Canada. Zuidwaarts toe komt ze voor tot in de Golf van Mexico. Op de meeste plaatsen komt de soort algemeen tot zeer algemeen voor, vooral in Massachusetts, New Jersey, Virginia, North-Carolina, Georgia, New York, Oost-Florida en Texas. Langs de Canadese Oostkust komt ze meestal minder algemeen voor.

Op de Caraïben is de soort gekend van Cuba. Het is nochtans twijfelachtig of ze op andere Caraïbische eilanden voorkomt. Door de zeestromingen heeft ze zich ook aan de Zuidamerikaanse kusten (tot Uruguay) kunnen vestigen. Tussen beide wereldoorlogen werd *P. pholadiformis* bovendien door oesterimport (!) geïntroduceerd aan de kusten van de Stille Oceaan, waar ze vooral voorkomt in California en de baai van San Francisco.

d. *P. pholadiformis* aan de Westafrikaanse kust.

Over het voorkomen van de Amerikaanse boormossel langs de Atlantische kusten van Afrika bestaat er heel wat verwarring. De Franse conchylioloog LAMY (1922) schreef dat de soort gevonden werd aan de kusten van Senegal en Guinea. Volgens Bernard METIVIER (Muséum Nationale d'Histoire Naturelle - Laboratoire de Malacologie, Paris) berust dit op een vergissing, en zou het hier gaan om exemplaren van de verwante soort *Petricola gracilis*. Zonder de stelling van dhr. METIVIER in twijfel te trekken, lijdt het toch geen twijfel dat *P. pholadiformis* wel degelijk in West-Afrika voorkomt. Guido POPPE (Belgische Vereniging voor Conchyliologie, Antwerpen) kocht onlangs een schelpencollectie van een verzamelaar uit Congo (Brazaville), en daarin bevonden zich ook enkele exemplaren van *P. pholadiformis*. DUTERTRE (1924)

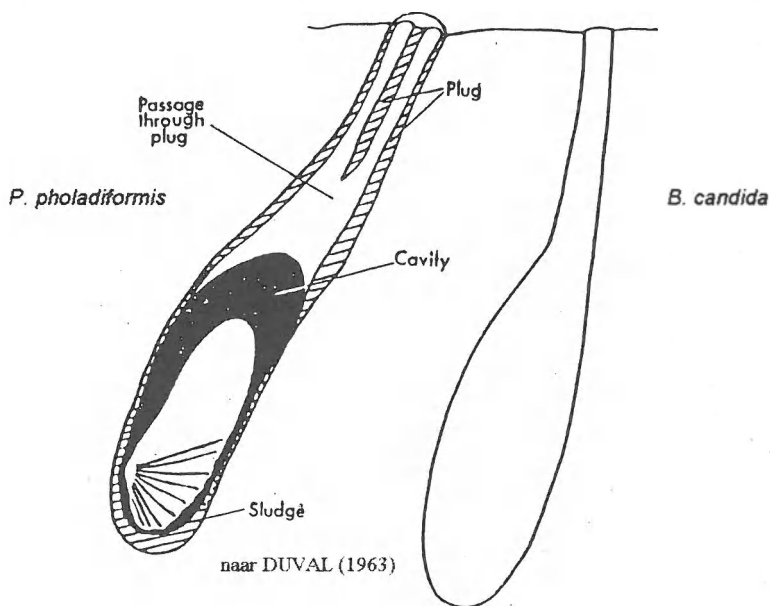
stelde zelfs dat de soort reeds in pleistocene afzettingen werd aangetroffen langs de Westafrikaanse kust. Een andere auteur die het voorkomen in West-Afrika bevestigt is NICKLES (1952), die de malacologische fauna bestudeerde van Gabon en Congo.

6. Habitat en levenswijze (algemeen).

Gezien beide boormossels dikwijls samenlevend worden aangetroffen, is er niet zoveel verschil in hun natuurlijke habitat. Overwegend komen beide voor in klei- en turflagen, maar ook hardere substraten zoals hout, krijtsteen en zachte zandsteen gaan ze niet uit de weg. Terwijl *P. pholadiformis* helemaal niet van zand houdt, kan *B. candida* soms nog wel in stabiele zandlagen worden aangetroffen. Hun habitat reikt meestal van de uiterste laagwaterlijn tot het gemiddelde tijsniveau, maar ze kunnen beide tot een diepte van enkele vaders worden aangetroffen. Alhoewel onze boormossels wel in krijtsteen boren, houden ze bijvoorbeeld niet van harde kleilagen. Maar ook in zachte kleilagen die op een onstabiele ondergrond berusten, zal men ze niet gemakkelijk aantreffen.

Een ingegraven Amerikaanse boormossel communiceert met de oppervlakte via een plug van zacht materiaal. Het dier sluit de boorgang af met zand, en laat twee smalle kanaaltjes vrij waardoor de twee sifo's gestoken worden. De gemiddelde diameter van de booringang bij volwassen dieren varieert tussen de 4 en 5 mm. De boorgangen lopen niet loodrecht, maar schuin, ongeveer 25 à 30° op een denkbeeldige verticale as. De boorgang van de Witte boormossel loopt wat minder schuin (zie fig.).

De vrouwelijke *Petricola*'s zijn bijzonder productieve dieren. Jaarlijks produceren ze een 3 à 3,5 miljoen eieren. De eieren worden afgescheiden in augustus, als de zee haar hoogste temperatuur bereikt. De meeste vrouwtjes zijn vruchtbaar wanneer ze drie jaar



oud zijn. Uiteindelijk overleeft, zoals bij de meeste mollusken, slechts een kleine minderheid van de larven het eerste levensstadium.

7. Habitat aan de Belgische kust.

Dankzij de studie van JOCQUE & VAN DAMME (1971) van de klei- en turfbanken in de getijdenzone te Raversijde weten we heel wat over de levenswijze van beide boormossels aan de Belgische kust. Zij onderzochten daarbij alle substraten die te Raversijde voorkomen, meer bepaald: de kleiplaat tegen de hoogste hoogwaterlijn, en de klei- en turfbanken tussen de gemiddelde tijlijn en de laagwaterlijn.

In de kleiplaat tegen de hoogste hoogwaterlijn, die met zand bedekt is, werden alleen kleine populaties van *B. candida* aangetroffen. Enkele losse kleppen van *P. pholadiformis* wezen erop dat deze hier vroeger ook le-

vend voorkwam. De hogere kleibanken onder de gemiddelde tijljin herbergen een zeer dichte populatie van *B. candida* (tot 30.000 dieren per m²). In deze kleibanken werden slechts enkele levende Amerikaanse boormossels aangetroffen, wat niet zo verwonderlijk is, gezien de kleibanken met een 15 cm dikke zandlaag worden bedekt. Ik citeer verder uit het artikel van JOCQUE & VAN DAMME: "De boormossels kunnen echter een zekere tijd onder het zand voortleven. Dit is zeker het geval als de zandlaag niet zo dik is als de sifo's lang zijn, zodanig dat deze de oppervlakte kunnen bereiken zonder dat het dier zelf zijn boorgang moet verlaten. Waar dergelijke kolonies onder het zand voortleven ziet men tijdens laagwater de putjes die overblijven als gevolg van de openingen die door de sifo's worden gemaakt. Wanneer de zandlaag dikker wordt worden de dieren die trachten de oppervlakte te bereiken, voor zover dit mogelijk is, losgespoeld of sterven af. Dit verklaart waarom *B. candida* met zijn relatief lange sifo's het hier veel beter uithoudt dan *P. pholadiformis*, die overal waar de verzanding een zekere invloed heeft in veel kleinere aantallen voorkomt dan de vorige soort of zelfs volledig afwezig is. Naarmate de kleiplaten harder worden vindt men minder en minder boormossels per oppervlakte-eenheid. Een relatief harde plaat die lange tijd bloot had gelegen herbergde op 11 oktober (1970) ongeveer 10.000 *B. candida* per m² met een gemiddelde schelplengte van 9 mm (tussen 5 en 28 mm). Hieruit blijkt dat de plaat lange tijd heeft blootgelegen waardoor zich langzaam aan een populatie heeft kunnen installeren. Op de zeer harde kleibanken worden bijna nooit boormossels of andere vastzittende organismen aangetroffen".

In de lager gelegen zachte kleibanken vonden de auteurs dichte en jonge populaties van beide soorten, tenminste in de bovenste lagen. Dieper werd uitsluitend *B. candida* gevonden. Hier valt op te merken dat deze lager gelegen kleibanken zelden of nooit door zand worden bedekt, zodanig dat het een geschikt milieu is voor de Amerikaanse boormossel. In de turfbanken werden drie soorten boormossels samenlevend

vastgesteld: *B. candida*, *P. pholadiformis* en *Z. crispata*, alle zeer jonge exemplaren. Door de voortdurende zandverplaatsingen over de turfbanken is de Amerikaanse boormossel sterk achteruit gegaan. Terwijl *B. candida* overal in de turf wordt gevonden, leeft de Ruwe boormossel *Z. crispata* uitsluitend in de verticale wanden van de turfputten, onder het laagwaterniveau, in vrij grote aantallen.

Een heel ander beeld bieden de kleibanken tegen de laagwaterlijn. Daar blijkt *B. candida* helemaal afwezig. *P. pholadiformis* daarentegen komt er in zeer grote aantallen voor (tot 3.000 per m²), en in mindere mate *Z. crispata*.

Op andere plaatsen aan de Belgische kust is de situatie niet noodzakelijkerwijze dezelfde, zeker niet op die plaatsen waar de Amerikaanse boormossel het meest algemeen is. Het onderzoek van JOCQUE & VAN DAMME (1971) maakt in elk geval wel duidelijk dat *B. candida* en *P. pholadiformis* niet altijd samen voorkomen. Hun habitat verschilt dus wel enigszins, al kunnen ze in een optimaal milieu; en daarmee bedoel ik dan zachte kleilagen die niet of weinig door zand bedekt worden, vermoedelijk felle concurrenten voor elkaar zijn.

8. Verhouding *P. pholadiformis*/*B. candida*.

a. Resultaten strandonderzoek.

	<i>P. pholadiformis</i>	<i>B. candida</i>
De Panne	70,68 %	29,32 %
Koksijde	70,83	29,17
Nieuwpoort	36,36	63,64
Westende	16,40	83,60
Bredene	43,23	56,77
De Haan	40,49	59,51
Wenduine	56,29	43,71
Zeebrugge	63,04	36,96
Knokke	58,82	41,18

Algemeenheid *P. pholadiformis* volgens gemeente (1.111 exemplaren).

De Panne	8,46 %	1: Wenduine	31,41 %
Koksijde	1,53	2: Zeebrugge	26,10
Nieuwpoort	0,36	3: Bredene	22,14
Westende	1,62	4: De Panne	8,46
Bredene	22,14	5: De Haan	7,47
De Haan	7,47	6: Westende	1,62
Wenduine	31,41	7: Koksijde	1,53
Zeebrugge	26,10	8: Knokke	0,90
Knokke	0,90	9: Nieuwpoort	0,36

Algemeenheid *B. candida* volgens gemeente (1.038 exemplaren).

De Panne	3,76 %	1: Bredene	31,12 %
Koksijde	0,67	2: Wenduine	26,11
Nieuwpoort	0,67	3: Zeebrugge	16,38
Westende	8,86	4: De Haan	11,75
Bredene	31,12	5: Westende	8,86
De Haan	11,75	6: De Panne	3,76
Wenduine	26,11	7: Koksijde	0,67
Zeebrugge	16,38	8: Nieuwpoort	0,67
Knokke	0,67	9: Knokke	0,67

b. Interpretatie van de gegevens.

Alhoewel met tellingen omzichtig dient te worden omgesprongen meen ik toch dat de resultaten een belangrijke tendens aangeven, die m.i. moeilijk weerlegd kan worden. De Amerikaanse boormossel is tussen de Franse grens en Koksijde, en tussen Wenduine en de Nederlandse kust algemener dan de Witte boormossel, terwijl laatstgenoemde de overheersende soort is tussen Nieuwpoort en De Haan. Het onderzoek van JOCQUE & VAN DAMME (1971) is zeker niet in tegenstrijd met mijn gegevens. Uit hun onderzoek is immers ook gebleken dat *P. pholadiformis* de voorbije decennia veel al-

gemener moet geweest zijn. Was de Amerikaanse boormossel toen wellicht overal algemener dan de Witte boormossel, dan is de situatie vandaag dus grondig gewijzigd. Waarschijnlijk moet de oorzaak van de achteruitgang van *P. pholadiformis* aan onze kust gezocht worden in de verzanding van sommige stranden. Of andersom *B. candida* nu opnieuw algemener zou zijn dan vroeger is twijfelachtig, al kan dit op bepaalde plaatsen wel het geval zijn. Dit laatste zou dan wel contrasteren met de situatie aan de Nederlandse, Duitse en Deense kusten, waar *B. candida* ontegensprekelijk erg achteruit is gegaan.

Als we het voorkomen van beide soorten volgens gemeente bekijken, dan lijdt het geen twijfel waar de meeste boormossels voorkomen: te Bredene, Wenduine en Zeebrugge (de niet onderzochte gemeenten spelen hier uiteraard niet mee), alle plaatsen aan de Oostkust dus. Merkwaardig genoeg zijn dit juist de plaatsen waar VERBRUGGHE (1913) reeds de Amerikaanse boormossel het meest algemeen aantrof. Ook zijn er drie stranden waar beide soorten niet algemeen voorkomen: Koksijde, Nieuwpoort en Knokke. Bepalend voor het al of niet veel voorkomen van onze boormossels is de aan- of afwezigheid van zachte kleibodems.

9. *B. candida* en *P. pholadiformis* aan het Nederlandse strand.

Alhoewel bij mijn weten aan de Nederlandse kust geen vergelijkend onderzoek werd verricht naar het voorkomen van beide soorten, werden toch -vooral door de strandwacht Katwijk-Noordwijk van de Nederlandse Strandwerkgemeenschap- belangrijke gegevens opgetekend (OOSTERBAAN, 1989b). Uit alle gegevens blijkt dat van de twee boormossels *P. pholadiformis* zonder twijfel veruit de meest algemene soort is. Slechts op twee plaatsen is de Witte boormossel mogelijk meer algemeen, nl. in de Oosterschelde en in de veenbanken in Friesland. Zo werden tijdens de jubileumexcursie van de Nederlandse Strandwerkgemeenschap op de oes-

tervelden van Yerseke meer Witte boormossels opgevist dan Amerikaanse (OOSTERBAAN, 1991). T. DE BOER (Schelpenwerkgroep Friesland) meldde mij dat *B. candida* regelmatig levend aanspoelt in veenhout; dit is niet het geval voor *P. pholadiformis*.

In het evaluatieverslag van tien jaar strandwacht Katwijk-Noordwijk (1978 - 1987) (GMELIG-MEYLING, in prep.) werd het volgende opgetekend: bij 10,4% van de waarnemingen werden losse kleppen van *B. candida* gevonden. Slechts éénmaal zijn op het traject van 4 km meer dan tien exemplaren aangetroffen. Er werd geen duidelijke toe- of afname geconstateerd. Doubletten zijn slechts bij 1% van de waarnemingen aangetroffen. Slechts tweemaal (0,4%) is in die tien jaar een doublet met vleesresten gevonden (in 1982 en 1983).

Heel anders liggen de resultaten bij de Amerikaanse boormossel. Bij 98% van de waarnemingen werden losse kleppen gevonden. Bij 21% waren er meer dan honderd kleppen op het strand te vinden. Bij 3% van de waarnemingen werden zeer grote aantallen (meer dan 100.000) genoteerd. Tijdens de loop van het onderzoek werd een lichte toename van het aantal losse kleppen vastgesteld. Bij 24% van de waarnemingen werden doubletten gevonden. Toch schreef VERKUIL (1990): "Tegenwoordig wordt de Amerikaanse boormossel *P. pholadiformis* niet zo veel meer gevonden of gemeld". Dit zou er op kunnen wijzen dat de Amerikaanse boormossel de laatste jaren opnieuw licht achteruit gaat. Tenslotte wil ik hier nog de resultaten meedelen van de tellingen van de Amerikaanse boormossel die werden verricht tijdens de vierde nationale SWG-dag op 17-IX-1988 (OOSTERBAAN, 1989a). Tellingen per gemeente (van zuid naar noord):

Vlissingen	101-1000 per 100 meter
Oranjezon	1-10
Zoutelande	101-1000
Domburg	1001-10000
Westhove	101-1000
Oostkapelle	11-100
Westerschouwen	1001-10000

Goeree	101-1000
Hoek v. Holland	minder dan 1
Katwijk	11-100
Zandvoort	1-10
Terschelling	-
Schiermonnikoog	1-10

Uit deze resultaten blijkt dus dat er net zoals in België grote verschillen zijn in voorkomen. Uiteraard heeft dit te maken met het al dan niet voorkomen van veen- en turfbanken voor de Nederlandse kust.

10. Grootte van onze boormossels.

Wat is de maximale lengte van *P. pholadiformis* en *B. candida*? Het is duidelijk dat de diverse auteurs van determinatiewerken verre van eensgezind zijn. Reeds kort na de invasie werd meermaals gesteld dat de Amerikaanse boormossel in Europa tot grotere afmetingen kon uitgroeien dan aan de Atlantische kusten van de Verenigde Staten. In het algemeen geven Europese auteurs inderdaad grotere afmetingen op dan de Amerikaanse, maar toch zijn ze het onderling niet eens.

Volgens diverse Nederlandse auteurs (DE BRUYNE, 1991; ENTROP, 1965; e.a.) zou *P. pholadiformis* tot ± 20 mm groter kunnen worden dan *B. candida*. Eerstgenoemde zou volgens hen tot ± 75 mm groot worden, de tweede tot ± 50 mm. DE BOER & DE BRUYNE (1991) daarentegen menen dat de Witte boormossel integendeel groter kan worden dan de Amerikaanse; tot 65 mm voor *B. candida* en tot ± 60 mm voor *P. pholadiformis*. TEBBLE (1966) geeft dan weer dezelfde maximum lengte voor beide soorten: 63 mm. NORDSIECK (1969) tenslotte ziet beide soorten groter dan de andere auteurs: tot 80 mm voor de Amerikaanse-, en tot 75 mm voor de Witte boormossel.

DUVAL (1963) onderzocht aan de Engelse kust de relatie lengte-ouderdom bij *P. pholadiformis*. Zij stelde daarbij vast dat het niet zo gemakkelijk is om de ou-

derdom te bepalen, omdat bij ongeveer 25% van de dieren in bepaalde jaren geen schelpgroei optrad. Haar schattingen zijn de volgende: de lengte van 2-jaar oude exemplaren zou variëren tussen 13 en 18 mm, de 3-jarige tussen 23 en 26 mm, de 4-jarige tussen 27 en 35 mm. Schelpen die 45 mm groot worden zouden 5 à 7 jaar oud zijn. Deze die de 50 mm halen: 6 à 8 jaar en tenslotte exemplaren die tussen de 50 en 60 mm groot zijn: 6 à 10 jaar. Als het inderdaad waar is dat op bepaalde plaatsen in Duitsland exemplaren zouden gevonden zijn van 80, ja zelfs 90 mm lang, dan stelt zich de vraag: worden deze dan werkelijk zoveel ouder of groeien zij in een veel sneller temp?

a. Resultaten strandonderzoek.

Lengte *P. pholadiformis*

De Panne	gemid. lengte 49,30 mm (grootste 63 mm) 35 > 50 = 46,66% tussen 45 en 50: 21 = 28%
Koksijde	gemid. lengte 46,59 (grootste 57,50) 4 > 50 = 36,36% tussen 45 en 50: 4 = 36,36%
Nieuwpoort	-
Westende	gemid. lengte 35,35 (grootste 57) 1 > 50 = 12,50% tussen 45 en 50: 1 = 12,50%
Bredene	gemid. lengte 45,33 (grootste 56,50) 36 > 50 = 15,77% tussen 45 en 50: 94 = 41,48%
De Haan	gemid. lengte 39,16 (grootste 54) 4 > 50 = 7,02% tussen 45 en 50: 14 = 24,56%

Wenduine	gemid. lengte 39,36 (grootste 53) $2 > 50 = 1,52\%$ tussen 45 en 50: 22 = 16,67%
Zeebrugge	gemid. lengte 36,94 (grootste 57) $9 > 50 = 4\%$ tussen 45 en 50: 30 = 13,33%
Knokke	gemid. lengte 37,25 (grootste 44)

Lengte *B. candida*

De Panne	gemid. lengte 50,96 (grootste 64,50) $11 > 50 = 47,83\%$ tussen 45 en 50: 7 = 30,43%
Koksijde	-
Nieuwpoort	-
Westende	gemid. lengte 38,95 (grootste 58) $3 > 50 = 5,35\%$ tussen 45 en 50: 6 = 10,71%
Bredene	gemid. lengte 46,14 (grootste 58) $44 > 50 = 17,39\%$ tussen 45 en 50: 103 = 40,71%
De Haan	gemid. lengte 42,86 (grootste 55) $5 > 50 = 8,33\%$ tussen 45 en 50: 15 = 25%
Wenduine	gemid. lengte 43,95 (grootste 55,50) $11 > 50 = 9,09\%$ tussen 45 en 50: 43 = 35,54%
Zeebrugge	gemid. lengte 39,55 (grootste 59,50) $2 > 50 = 2,50\%$ tussen 45 en 50: 15 = 18,75%

Knokke gemid. lengte 38,50 (grootste 45)

b. Interpretatie van de gegevens.

Een merkwaardige vaststelling is dat de grootste opgemeten Amerikaanse boormossel niet groter bleek (De Panne uitgezonderd) dan 57 mm. Dit komt precies overeen met de maximum afmeting die wordt opgegeven door ANONYMUS (1988), althans voor het onderzochte gebied Long Island, waar *P. pholadiformis* één van de dominante soorten is. Dit geldt zeker ook voor de stranden van Bredene, De Haan en Wenduine. DUVAL (1963) deed een gelijkaardige vaststelling. Op het strand van Whitstable Street, waar *P. pholadiformis* zeer algemeen voorkomt, bleek slechts 25% van de populatie groter te worden dan 40 mm. Iets verder in Wave Crest, waar de soort niet zo algemeen voorkomt, bleken meer dan 50% groter te worden dan 40 mm. Uit mijn onderzoek blijken de resultaten van Bredene, De Haan, Wenduine en Zeebrugge (waar *P. pholadiformis* dominant voorkomt) fel te contrasteren met deze van De Panne en Koksijde, waar we te maken hebben met kleine populaties.

Opmerkelijk is dat bovengenoemde vaststellingen ook gelden voor *B. candida*: de resultaten zijn vrij gelijklopend. Met uitzondering echter dat de Witte boormossel aan onze kust blijkbaar groter wordt dan haar Amerikaanse concurrent. Zowel de grootste *P. pholadiformis*, als de grootste *B. candida* werden gevonden te De Panne.

Besluitend zou ik durven stellen dat op plaatsen waar boormossels niet tot de dominante soorten behoren, en dus in vrij kleine populaties leven, grotere afmetingen kunnen aannemen (en ouder worden) dan in de biotopen die als de ideale voor beide soorten worden beschouwd. In deze optiek vraag ik mij af of het wel degelijk waar is dat de Amerikaanse boormossel in Europa groter zou worden dan in Noord-Amerika, vooral omdat er aan de Amerikaanse kusten bij mijn weten

weinig aan onderzoek gedaan is. Het is zeker allerm minst uitgesloten dat op bepaalde plaatsen in de USA en Canada, waar de soort ook in kleine populaties zou voorkomen, ze ook grotere afmetingen kan bereiken. De meerderheid van de Amerikaanse auteurs (o.a. CARPENTER, 1888; WEBB, 1935; ABBOTT, 1974; JACOBSON & EMERSON, 1961; MORRIS, 1973; ROMASHKO, 1984) geeft als afmeting: rond of tot 2 inches (51 mm). In een van de oudste Amerikaanse schelpenboeken (TRYON, 1873) wordt een lengte van slechts 37 mm opgegeven. Ook het exemplaar door VOKES & VOKES (1983) afgebeeld, meet slechts 38 mm. Buiten ANONYMUS (1988) geven slechts twee andere werken (van deze die ik heb kunnen raadplegen) afmetingen op die groter zijn dan 2 inches. ANONYMUS (1981) geeft zoals ANONYMUS (1988) 57 mm op, en BOUSFIELD (1960) geeft als afmetingen: van 2 tot 2,5 inches (dus tot 63,5 mm). Zelf heb ik kunnen vaststellen dat laatstgenoemde auteur het bij het rechte eind heeft. Immers, tijdens een bezoek aan Montréal, had ik van het hoofd van de afdeling Invertebrata van het Redpath Museum, mevrouw Susan GABE, toestemming gekregen om alle exemplaren van *P. pholadiformis*, die zich in de grote verzameling van Philip CARPENTER bevonden, eigenhandig op te meten. Daarbij vond ik een exemplaar van 64 mm (vindplaats: St. Simon's Island, Georgia, USA)!

11. Variabiliteit in schelpvorm.

a. Resultaten strandonderzoek.

	<i>P. pholadiformis</i>	<i>B. candida</i>
De Panne	gem. lengte 49,30 mm	50,96 mm
	gem. hoogte 21,21	19,61
	gem. verhoud. l/h 2,32	2,60
	uiterste waarden 2,05 > < 2,75	2,20 > < 3,00

Koksijde	gem. lengte 46,59 gem. hoogte 21,14 gem. verhouding l/h 2,20 uiterste waarden 1,80><2,45	
Nieuwpoort	-	
Westende	gem. lengte 35,35 gem. hoogte 13,65 gem. verhouding l/h 2,59 uiterste waarden 2,40><2,72	38,95 14,64 2,66 2,30><3,04
Bredene	gem. lengte 45,33 gem. hoogte 18,21 gem. verhouding l/h 2,49 uiterste waarden 2,09><2,93	46,14 17,72 2,60 2,13><2,97
De Haan	gem. lengte 39,16 gem. hoogte 15,15 gem. verhouding l/h 2,59 uiterste waarden 2,08><3,08	42,86 16,78 2,55 2,21><2,84
Wenduine	gem. lengte 39,36 gem. hoogte 15,97 gem. verhouding l/h 2,46 uiterste waarden 2,02><2,85	43,95 16,99 2,59 2,31><2,93
Zeebrugge	gem. lengte 36,94 gem. hoogte 14,98 gem. verhouding l/h 2,47 uiterste waarden 2,07><3,11	39,55 15,24 2,60 2,33><3,05
Knokke	-	

b. Interpretatie van de gegevens.

De levenswijze van beide soorten en de verschillende bodemgesteldheid waarin ze voorkomen, brengen met zich mee dat de schelpvorm van zowel *B. candida* als van *P. pholadiformis* onstabiel is. Bij beide soorten komen

zowel erg gedrongen vormen voor als zeer langgerekte. De meest variabele van de twee is de Amerikaanse boormossel. Voor heel het strand schommelden de uiterste waarden (gemiddelde verhouding lengte/hoogte) voor *P. pholadiformis* tussen 1,80 en 3,11. Wat *B. candida* betreft lagen de uiterste waarden tussen 2,21 en 3,05.

12. Links-rechts-effecten bij beide soorten.

Het is een gekend verschijnsel dat de hoeveelheden aanspoelende linker- en rechterkleppen van bivalven erg kunnen verschillen. LEVER (1958) onderzocht het "links-rechts-fenomeen" in de vijftiger jaren. Hij nam daarbij elf algemeen voorkomende soorten onder de loupe, waaronder echter geen enkele boormosselsoort.

De reden waarom er niet evenveel linker- als rechterkleppen aanspoelen kan verschillende oorzaken hebben, al naar gelang de soort in kwestie. Toch is de belangrijkste reden de assymetrie van de linker- en rechterklep. Na het afsterven van het dier worden de linker- en rechterklep door de zeestromingen in een verschillende richting gestuurd. Ook de structuur van het strand speelt een rol. Sommige stranden werken een links-effect in de hand, andere een rechts-effect. LEVER (1958) kwam tot de vaststelling dat de links/rechts-verhouding voor elk strand relatief stabiel is. De windrichting kan alleen bepaalde accenten leggen, maar is niet van doorslaggevende aard. Het L/R-verschijnsel wordt door laatstgenoemde auteur als volgt samengevat: "Het sorteren geschiedt door middel van schuin tegen strandhellingen heen- en weerlopende waterstromen, welk mechanisme onder water ligt en gevormd wordt door het samenspel van waterstromen (eb- en vloedstromen) en de heen- en weer- gaande golfbewegingen langs de bodem".

a. Resultaten strandonderzoek.

Links/rechts-effecten bij *P. pholadiformis*.

De Panne	L= 87,23%		
	R= 12,77%	L/R= 6,8	L-effect
Koksijde	L= 29,41%		
	R= 70,59%	L/R= 0,4	R-effect
Nieuwpoort	L= 25,00%		
	R= 75,00%	L/R= 0,3	R-effect
Westende	L= 77,77%		
	R= 22,23%	L/R= 3,5	L-effect
Bredene	L= 79,27%		
	R= 20,73%	L/R= 3,8	L-effect
De Haan	L= 48,19%		
	R= 51,81%	L/R= 0,9	R-effect
Wenduine	L= 46,13%		
	R= 53,87%	L/R= 0,9	R-effect
Zeebrugge	L= 43,45%		
	R= 56,55%	L/R= 0,8	R-effect
Knokke	L= 30,00%		
	R= 70,00%	L/R= 0,4	R-effect

Links/recht-effecten bij *B. candida*.

De Panne	L= 64,10%		
	R= 35,90%	L/R= 1,8	L-effect
Koksijde	L= 28,57%		
	R= 71,43%	L/R= 0,4	R-effect

Nieuwpoort	L= 28,57%		
	R= 71,43%	L/R= 0,4	R-effect
Westende	L= 89,14%		
	R= 10,86%	L/R= 8,2	L-effect
Bredene	L= 76,16%		
	R= 23,84%	L/R= 3,2	L-effect
De Haan	L= 65,57%		
	R= 34,43%	L/R= 1,9	L-effect
Wenduine	L= 33,58%		
	R= 66,42%	L/R= 0,5	R-effect
Zeebrugge	L= 41,18%		
	R= 58,42%	L/R= 0,7	R-effect
Knokke	L= 71,42%		
	R= 28,58%	L/R= 2,5	L-effect

b. Interpretatie van de gegevens.

Gezien de gelijkaardige vorm van beide soorten is het min of meer logisch te noemen dat de resultaten vrij gelijklopend zijn. Alleen te De Haan en Knokke waren de resultaten verschillend. De gegevens van Knokke doen echter bijna niet ter zake, gezien het gering aantal exemplaren. Te De Haan is er wel een R-effect (0,9) bij *P. pholadiformis*, maar niet erg overtuigend. Opvallend zijn -voor beide soorten- de grote L-effecten te De Panne, Westende en Bredene, en even overtuigende R-effecten te Koksijde en Nieuwpoort. Ook opvallend is het zeer gelijklopende resultaat van Zeebrugge (gematigd R-effect).

13. Summary.

100 years after the invasion of the American piddock: the relationship between *Petricola pholadiformis* LAMARCK, 1818 and *Barnea candida* (LINNAEUS, 1758).

Very probably the American piddock has been introduced in England around 1890 with the American oysters *Crassostrea virginica*. In less than 20 years, *P. pholadiformis* succeeded to conquer all countries along the North Sea from France to Norway. Already immediately after the introduction of this American species in Europa, malacologists noticed that *P. pholadiformis* was living together with the autochthonous White piddock *B. candida*. The "invader" was so successful that one thought the White piddock would not survive the invasion of its American rival. Although *P. pholadiformis* became (in general) more common than *B. candida*, it did not succeed to drive out our indigenous piddock. At the Belgian coast, *B. candida* seems nowadays to be even more common than *P. pholadiformis*.

Actually, the American piddock occurs along the coasts of Northwest Europe, the Mediterranean (less common), North America (Atlantic Eastcoast and California, San Francisco), South America (till Uruguay) and the Atlantic coast of West Africa.

Both piddocks are living in the intertidal zone of the beach. In Belgium, they can be found in a clay or peat substrate. The silting-up of the beaches are a threat for both species; *B. candida* however has more chance to survive, because of its longer siphocanal. There is no unanimousness among European authors about the size of the two piddocks. During my fieldwork at Belgian beaches, I found that in habitats where the American piddock is very common, the size of the species rarely exceeded 57 mm. The largest specimens has been found near the French-Belgian border (maximum 63 mm). Although was meant that the size of *P. pholadiformis* is larger in Europe than in North America, I found no evidence to prove this, on

the contrary. The White piddock has mostly been described as smaller than the American one, but at the Belgian coast, opposite results have been found. The shellshape of both species is very variable, probably because of their boring activities. The shell-morphology of the American piddock however is even more variable than our indigenous White piddock.

The so-called "left-right-phenomenon" has also been studied. It has been proved that on each beach, or the left, or the right valve is dominant. The results I found for both species along the Belgian coast, are very similar.

14. Geciteerde literatuur.

- ABBOTT, R.T., 1974. American Seashells.- New York: Van Nostrand, 663 p.
- ABBOTT, R.T. & P. DANCE, 1982. Compendium of Seashells.
- ANGELO, G. D' & S. GARGIULLO, 1978. Guida alle conchiglie mediterranee.- Milano, 224 p.
- ANONYMUS, 1981. The Audubon Society Field Guide to North American Seashells.- New York: A. Knopf Inc.
- ANONYMUS, 1988. Seashells of Long Island.- New York: Long Island Shell Club.
- BAUDET, J., ?1947. De schelpen van de Belgische kust.- Doornik, 5p., 2 pl.
- BENTHEM JUTTING, T. VAN, 1943. Fauna van Nederland. Afl. 12, Mollusca (I), C. Lamellibranchia.- Leiden: Sijthoff, 477 p.
- BOETTGER, C., 1907. *Petricola pholadiformis* im deutschen Wattenmeer.- Zool. Anz., 31: 268-270.
- BOER, T.W. DE & R.H. DE BRUYNE, 1991. Schelpen van de Friese Waddeneilanden.- Ljouwert: Fryske Akademy, 300 p.
- BOUSFIELD, E.L., 1960. Canadian Atlantic Seashells.- Ottawa: National Museum of Canada, 72 p.
- BRUYNE, R.H. DE, 1991. Schelpen van de Nederlandse kust.- Jeugdbondsuitg., KNNV, 165 p.
- CARPENTER, H.F., 1888. The shell-bearing mollusca of Rhode Island.- The Conchologists Exchange, 2(8)
- CARTER, S., 1907. *Petricola pholadiformis* in Lincolnshire.- The Naturalist, 11: 404.
- COOPER, J. E., 1896. *Petricola pholadiformis* and its discovery in Britain.- Science Gossip, 3: 147.
- COSSIGNANI, T., (s.a.). Atlante della conchiglie del medio adriatico.-
- DENKER, C., 1907. Een nieuw schelpdier voor onze fauna.- De levende natuur, 12: 215.
- DORSMAN, L., (s.a.). De schelpen van ons strand en hoe ze te herkennen.- Amsterdam: Scheitens & Giltay, 129 p.
- DUPUIS, P. & PUTZEYS, 1902. Note concernant la découverte du *Petricola pholadiformis* L. en Belgique.- Annls Soc. r. zool. Belg., 37: 4
- DUTERTRE, A.P., 1924. (zonder titel).- Bull. Soc. Acad., 11: 3.
- DUVAL, D.M., 1963. The ecology of *Petricola pholadiformis* LAMARCK (Lamellibranchiata Petricolidae).- Proc. Malac. Soc. London, 35: 89-100.
- ENTROP, B., 1965. Schelpen vinden en herkennen.- Zutphen: Thieme, 320 p.
- GIARD, A., 1907. *Petricola pholadiformis*.- Feuille des Jeunes Naturalistes, janvier 1907: 51.
- GMELIG-MEYLING, A.W., 1992. Monitoring van op het strand aangespoelde ongewervelde organismen in de periode 1978 t/m 1987. Evaluatie van 10 jaar strandwacht Katwijk-Noordwijk.- in prep.

- GRAHLE, H.-O., 1932. Zur wanderung von *Petricola pholadiformis* LAM.- Natur und Museum, 62(2): 61-64.
- HANA, K., 1938. Zee, strand en duin.- Tilburg: Nederlands Boekhuis, 203 p.
- HANA, K., (s.a.). Weekdieren. 1e deel.- Spectrum, 131 p.
- HEINSIUS, W.H. & J. JASPERS, 1913. Het strandboekje. Dl. 1.- Amsterdam: W. Versluys, 61 p.
- ICKE, H., 1907. *Petricola (Petricolaria) pholadiformis* Lam.- Tijdschrift Ned. Dierk. Ver., 2(10): 226.
- JACOBSSON, M.K. & W.K. EMERSSON, 1961. Shells of the New York City Area.- Larchmont: Argonaut Books.
- JOCQUE, R. & D. VAN DAMME, 1971. Inleidende oecologische studie van klei- en turfbanken in de getijdenzone te Raversijde (België).- Biol. Jb. Dodonaea, 39: 157-190.
- KAAS, P. & A. TEN BROEK, 1942. Nederlandse zeemollusken.- Amsterdam: Wereldbibliotheek, 231 p.
- LAMY, E., 1923. Révision des *Petricola* vivants du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.- J. Conchyl., 67: 309-359.
- LESDAIN, B. DES, 1906. *Petricola pholadiformis*.- Feuille des Jeunes Naturalistes, novembre 1906: 20.
- LEVER, J., 1958. The left-right phenomenon - sorting of Lamellibranch valves on sandy beaches.- Basteria, 2 (2-3): 21-51.
- LOPPENS, K., 1902. *Petricola pholadiformis* L.- Annls Soc. r. zool. Belg., 37: 41-42.
- MAYFIELD, A., 1908. *Petricola pholadiformis* LAM. in Suffolk.- J. Conch., 5: 115.
- MORRIS, P.A., 1973. A field guide to shells of the Atlantic and Gulf Coasts and the West Indies.- Boston: Houghton Mifflin Company, 330 p., 76 pl.
- NES, J.G.T. VAN, 1955. Schelpen op ons strand.- Zutphen: Thieme, 135 p.
- NICKLES, M., 1952. Mollusques testacés marins du littoral de l' A.E.F.- J. Conchyl., 92 (1): 143-154.
- NORDSIECK, F., 1969. Die europäische Meeresmuscheln.- Stuttgart: Fischer Verlag, 256 p.
- OOSTERBAAN, A., 1989a. Resultaten van de vierde nationale SWG-dag op 17 september 1988, tevens de landelijke excursie van de KNNV.- Het Zeepaard, 49(3): 59-65.
- OOSTERBAAN, A., 1989b. Veranderingen in de Hollandse kustfauna.- Wet. Meded. KNNV, 193: 1-60.
- OOSTERBAAN, A., 1991. Verslag van de jubileumexcursie op 29 september 1990 te Yerseke.- Het Zeepaard, 50(1): 4-9.
- PELSENEER, P., 1914. L'influence des courants dans la dispersion des organismes marins.- Annls Soc. r. zool. Belg., 48: 11-22.
- PRUD'HOMME VAN REINE, W.J., 1940. Wat vind ik aan het strand.- Zutphen: Thieme, 71 p.
- ROMASHKO, S., 1984. Shells and shelling.- Miami: Windward Publish. Inc.
- SCHLESCH, H., 1911. *Petricola pholadiformis* Lam.- The Naturalist, London, august: 278.
- SCHLESCH, H., 1932. *Petricola pholadiformis* Lam. in Europe.- The Naturalist, London, july: 906.
- SCHOUTEDEN, H., 1907. Distribution géographique actuelle de *Petricola pholadiformis* en Europe.- Annls Soc. r. zool. Belg., 42: 64-66.
- SEAWARD, D.R., 1990. Distribution of the marine molluscs of North West Europe.- Peterborough: Nature Conservancy Council, 114 p.
- TEBBLE, N., 1966. British Bivalve Seashells.- London: British Museum (NH), 212 p.
- TRYON, G.W., 1873. American marine conchology.- Philadelphia.
- VERBRUGGHE, L., 1913. Schelpen van de Noordzee.- Brugge: L. Burghgraeve, 64 p.
- VERHAS, G., 1925. Le long de nos plages (flore et faune du littoral belge).- Bruxelles: M. Lamartin, 139 p., 20 pl.
- VERKUIL, J., 1990. C.S.-verslag.- Het Zeepaard, 50(1): 3-8.
- VERNHOUT, J.H., 1914. *Petricola pholadiformis* on the Dutch coast.- Notes Leyden Museum, 34: 240-242.
- VERSTRAELEN, R., 1966. Schelpen aan de Belgische kust.- Gent: Hamster, 48 p.
- VOKES, H. & E. VOKES, 1983. Distribution of Shallow Water Marine Mollusca, Yucatan Peninsula, Mexico.- New Orleans: Tulane University, 183 p.
- WEBB, W.F., 1935. A handbook for shell collectors.- Rochester, 129 p.
- ZIEGELMEIER, E., 1957. Die Muscheln der deutschen Meeresgebiete.- Hamburg: Biol. Anstalt Helgoland, 64 p.

15. Overige literatuur.

- ANONYMUS, 1982. *Petricola pholadiformis*: shell morphology.- Gloria Maris, 7: 178.
- ANSELL, A.D., 1970. Boring and burrowing mechanisms in *Petricola pholadiformis* LAMARCK.- J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 4: 211-220.
- ARNTZ, W. & H. RUMOHR, 1973. Bohrmuscheln *Barnea candida* und *Zirfaea crispata* (L.) in der Kieler Bucht.- Kieler Meeresforsch., 2: 141-143.
- BOETTGER, C., 1907. *Petricola pholadiformis* LAMARCK.- Nachr. Bl. D. Malakozool. Ges., 39: 206-217.
- BURTON, E.J., 1958. Note on *Petricola pholadiformis* LAMARCK.- J. Conch., 24: 251-252.
- CALMAN, W.T., 1919. Marine boring animals injurious to submerged structures.- British Museum (Nat. Hist.), Economic Series, 10: 1-34.
- CALMAN, W.T. & G.I. CRAWFORD, 1936. Marine boring animals.- British Museum (N.H.), Economic Series, 7: 1-38.
- CAMPENHOUT, B. VAN, 1963. Présence, apparition et disparition de *Barnea candida* et de *Petricola pholadiformis*.- Les Naturalistes belges, 44(7): 350-353.
- COLE, W., 1902. *Petricola pholadiformis* in Essex and Kent.- The Essex Naturalist, 11.
- DUTERTRE, A.P., 1922. Sur la présence de *Petricola pholadiformis* dans le Pas-de-Calais.- Bull. Soc. Acad., 11.
- GRONERT, R., 1989. Strandexcursie SWG-de Windbreker, zaterdag 20 mei 1989.- Het Zeepaard, 49(5): 133-134.
- HESSLAND, A.I., 1944. *Petricola pholadiformis*: en nordamerikansk mussla under frammarsch pae Sveriges västkust.- Fauna och flora, Uppsala, 39: 15-26.
- ICKE, H., 1915. *Petricola pholadiformis* in Holz.- Zool. Meded. Leiden, 1.
- JACKSON, J.F., 1929. *Petricola pholadiformis* LAMARCK.- Proc. Isle of Wight, N.H. Soc., 1: 612.
- KONOPKA, H.P., 1976. Die Schalen der Bohrmuscheln *Zirfaea crispata* und *Petricola pholadiformis*.- Mikrokosmos, 3: 68-71.
- LAMBIOTTE, M., 1978. Espèces européennes récentes de la superfamille des Veneroidea.- Inform. Soc. Belge de Malac., 2: 45-62.
- LAMY, E., 1925. Révision des Pholadidae vivants du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.- J. Conchyl., 69.
- MERCIER, L., 1937. Des mollusques qui voyagent.- Bull. Soc. Linn. Normandie, 8: 91-93.
- MOORE, H.J., 1973. Studies on the feeding of the bivalve mollusca *Petricola pholadiformis* and *Barnea candida*.- Doctorial Dissertation, Univ. East-Anglia.
- OYE, K. VAN, 1914. Pholas in *Petricola*.- Natuur en Wetenschap, 7.
- PELSENEER, C.R., 1903. L'acclimatation de certains mollusques marins.- C.R. Ass. Franç. p. l'Avancement des Sci., 2: 774-776.
- PFEFFER, J., 1911. Zur Kenntnis der Ausbreitung des *Petricola pholadiformis* LAM.- Nahr. Bl. der D. Malakozool. Ges., 43: 67-69.
- PURCHON, R.D., 1955. The functional morphology of the rock-boring Lamellibranch *Petricola pholadiformis* LAMARCK.- J. mar. biol. Ass. U.K., 34: 257-278.
- REGTEREN-ALTENA, C.O. VAN, 1936. Aanteekeningen over jeugdvormen van Nederlandse schelpen. II. De ontwikkeling van de schelp van *Petricola pholadiformis* LAM.- Levende Natuur, 4: 113-114.
- ROEDER, H., 1977. Zur Beziehung Zwischen Konstruktion und Substrat bei mechanisch bohrenden Bohrmuscheln (Pholadidae, Terebrinidae).- Senckenbergiana marit., 9(3/4): 105-213.
- SCHAEFER, W., 1939. Fossile und recente Bohrmuschel-Besiedlung des Jade-gebiets.- Senckenbergiana, 7(3/4): 227-254.
- SCHLESCH, H., 1932. Ueber die Einwanderung nordamerikanischer Meeresmollusken in Europa unter Berücksichtigung von *Petricola pholadiformis* LAM. und ihrer Verbreitung im dänischen Gebiet.- Arch. Molluskenk., 7(4/5): 146-154.

UDEKEM d'ACQZ, C. d', 1990. Note sur quelques organismes recueillis entre Wenduine et De Haan le 3 mars 1990.- De Strandvlo, 10(3): 74-78.

VANHAELN, M.-Th., 1990. Waarnemingen te Koksijde en Oostduinkerke na de zware winterstormen van 26, 27-II en 1, 2-III-1990.- De Strandvlo, 10(4): 88-92.

Balansstraat, 167 (bus 4)
2018 Antwerpen