Senckenbergiana marit. | 14 | (3/4) | 147—173 | Frankfurt a. M., 15. 12. 1982

Senckenberg am Meer 390.

Die amerikanische Schwertmuschel *Ensis directus* (CONRAD) in der Deutschen Bucht.

I. Zoogeographie und Taxonomie im Vergleich mit den einheimischen Schwertmuschel-Arten.

Mit 10 Abbildungen und 5 Tafeln.

127103

RUDO VON COSEL & JÜRGEN DÖRJES & UTE MÜHLENHARDT-SIEGEL.

Kurzfassung.

[COSEL, R. VON & DÖRJES, 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, 10 Abb., 5 Taf.; Frankfurt a. M.]

In den Jahren 1979 bis 1982 wurden entlang der deutschen Nordseeküste mit Hilfe von Greiferproben und Schleppnetzfängen individuenreiche Populationen der amerikanischen Schwertmuschel *Ensis directus* (CONRAD 1843) nachgewiesen. Die vorliegende Arbeit behandelt Zoogeographie und Taxonomie der heimischen Schwertmuschel-Arten und der eingewanderten Art. *Ensis directus* wurde aller Wahrscheinlichkeit nach mit Ballastwasser, das frisch geschlüpfte Veligerlarven enthielt, in der 1. Jahreshälfte 1978 an der deutschen Küste eingeschleppt. Sie breitete sich in den folgenden Jahren aus und bildet nun mit den einheimischen Schwertmuscheln *Ensis ensis* (LINNÉ 1758), *E. arcuatus* (JEFFREYS 1865), *E. siliqua* (LINNÉ 1758), *Phaxas pellucidus* (PENNANT 1777) und *Solen marginatus* (PULTENEY 1799) einen integralen Bestandteil unserer Fauna.

Abstract.

[COSEL, R. VON & DÖRJES, J. & MÜHLENHARDT-SIEGEL, U. (1982): The american jackknife clam *Ensis directus* (CONRAD) in the German Bight. I. Zoogeography and taxonomy in comparison with the native jackknife and razor clams. — Senckenbergiana marit., 14 (3/4): 147-173, 10 figs., 5 pls.; Frankfurt a. M.]

Between 1979 and 1982 dense populations of the North American Atlantic jackknife clam *Ensis directus* (CONRAD 1843) have been recorded by grab and trawl sampling along the German North Sea coast. The present paper deals with zoogeography and

Anschriften der Verfasser: Dr. RUDO VON COSEL, Dipl. Biol. UTE MÜHLENHARDT-SIEGEL, Zoologisches Institut und Museum der Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13. — Dr. JÜRGEN DÖRJES, Institut für Meeresgeologie und Meeresbiologie „Senckenberg", Schleusenstraße 39 A, D-2940 Wilhelmshaven.

taxonomy of the native jackknife and razor clams and the immigrated species. *Ensis directus* most probably has been introduced to the German coast in the first half of 1978 as free swimming larvae with ballast water. During the following years it spread out along the coast and is now, together with the native razor clams *Ensis ensis* (LINNÉ 1758), *E. arcuatus* (JEFFREYS 1865). *E. siliqua* (LINNÉ 1758), *Phaxas pellucidus* (PENNANT 1777) and *Solen marginatus* (PULTENEY 1799), an integrated part of the German marine molluscan fauna.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung 148
Zoogeographie 149
Systematik 150
Bestimmungsschlüssel 159
Diskussion 161
Danksagung 162
Schriften 163

Einleitung.

Im Herbst 1980, im Winter 1980/81 sowie im September-Oktober 1981 wurden an der schleswig-holsteinischen Westküste, vor allem auf Sylt und Amrum, aber auch in St. Peter-Ording massenhaft Gehäuse und Klappen einer *Ensis*-Art angespült (Taf. 5 Fig. 35), was seit Menschengedenken nicht der Fall gewesen war, und was deshalb sogar in die Nachrichten einer Tageszeitung Eingang fand („Sylter Rundschau" vom 27. 1. 81).

Die Klappen waren in einem relativ einheitlichen Erhaltungszustand, oft noch artikuliert, z. T. noch mit Fleischresten, und auch von relativ einheitlicher Größe. Erste Bestimmungsversuche ergaben, daß die Art mit keiner der an der deutschen Nordseeküste zumeist nach bestimmten Wetterlagen angespülten Schwertmuschel-Arten übereinstimmt. Bereits 1979 waren in Greiferproben aus dem Klärschlammverklappungsgebiet nördlich vom Feuerschiff „Elbe I" und am Großen Vogelsand massenhaft junge *Ensis* enthalten, deren Bestimmung damals ebenfalls zu keinem Ergebnis führte. Im März 1982 wurden in der Jademündung und am Hohen Weg frischtote und absterbende adulte Exemplare dieser *Ensis*-Art in Massen gefunden. Schließlich berichtet RAUCK (1982) von großen Mengen verwesender Weichkörper und einzelnen Schalen, die Anfang April 1982 in Baumkurrenfängen im Seegebiet vor Norderney und Ost-Juist enthalten waren. Nach eingehenden Vergleichen mit Literaturangaben und Museumsmaterial sowie Hinweisen von VAN URK (in litt.) bestätigte sich die Vermutung, daß es sich hier um die bisher nur von der Ostküste Nordamerikas bekannte Art *Ensis directus* (CONRAD 1843) handelt, einen Neuzugang für die deutsche Meeresmolluskenfauna. Vermutlich sind die ersten Individuen als planktische Veligerlarven mit Ballastwasser in die Deutsche Bucht eingeschleppt worden und haben hier günstige Bedingungen für ihre Weiterentwicklung vorgefunden.

In einer systematischen Übersicht wird die ostamerikanische Art den einheimischen Schwertmuschel-Arten aus den Gattungen *Ensis*, *Solen* und *Phaxas* gegenübergestellt.

Zoogeographie.

Die warm- und kalt-gemäßigten Wasser des östlichen Nordatlantiks sind das zoogeographische Verbreitungszentrum der Gattung *Ensis*, die mit nur einer Art, *E. goreensis* (CLESSIN), im Ostatlantik in die Tropen vordingt. VAN URK (1964) zählt für die europäischen Küsten von Norwegen und Faröer bis ins Mittelmeer 7 *Ensis*-Arten auf, dazu 3 Unterarten:

Ensis ensis (LINNÉ 1758)
Ensis arcuatus (JEFFREYS 1865)
E. arcuatus ensoides VAN URK 1964
E. arcuatus norvegica VAN URK 1964
Ensis siliqua (LINNÉ 1758)
Ensis minor (CHENU 1843)
E. minor subarcuata VAN URK 1964
Ensis magnus SCHUMACHER 1817
Ensis phaxoides VAN URK 1964
Ensis sicula VAN URK 1964

Außer diesen europäischen Arten sind von der Gattung *Ensis* bisher nur noch 7 weitere rezente Arten und eine Unterart beschrieben worden:

Ensis directus (CONRAD 1843) — Ostküste Nordamerikas;
Ensis minor DALL 1899 (non CHENU) — Ostküste USA;
E. minor megistus PILSBRY & MCGINTY 1943 — Florida;
Ensis goreensis (CLESSIN 1888) — Westafrika;
Ensis californicus DALL 1899 — Kalifornien;
Ensis myrae BERRY 1953 — Südliches Kalifornien;
Ensis tropicalis HERTLEIN & STRONG 1955 — Panamaische Provinz;
Ensis macha (MOLINA 1782) — Chile.

Bei Zugrundelegung der Artenliste von VAN URK (1964) gibt es in Europa ebenso viele *Ensis*-Arten, wie in der gesamten übrigen Welt (ohne Einrechnung der Unterarten und der fossilen Arten). Auch wenn man die Arten *E. minor* (CHENU), *E. phaxoides* VAN URK und *E. sicula* VAN URK als Unterarten von *E. siliqua* bzw. *E. ensis* einstuft, hat Europa immer noch den Hauptanteil an *Ensis*-Arten. Große *Ensis*-Arten sind nur auf die gemäßigten Zonen beschränkt (allein *E. macha* auf die südliche Hemisphäre), während subtropische und tropische *Ensis* kleiner bleiben und schlankere Gehäuse haben.

Im Gegensatz zu *Ensis* ist die Gattung *Solen* (Unterschiede zu *Ensis* siehe VAN URK 1964: 14) überwiegend tropisch-subtropisch mit dem Verbreitungszentrum im indopazifischen Großraum (wo *Ensis* fehlt), nur im Fernen Osten dringen einige Arten weiter nördlich vor und ersetzen dort die großen *Ensis* in den jeweiligen ökologischen Nischen. Die Verteilung von *Solen* ist wie folgt: Indopazifik: etwa 20 Arten (z. Zt. nur Schätzung möglich); Kalifornien: 2 Arten; Panamaische Provinz: 7 Arten; Peru-Chile: 1 Art; Argentinien-Brasilien: 1 Art; Karibik: mindestens 3 Arten; Ostküste Nordamerikas: 1 Art; Europa: 1 Art (*Solen marginatus*); Westafrika: 1 Art; Südafrika: 1 Art. Nebeneinander kommen *Ensis* und *Solen* vor in: Europa, Westafrika, Ostküste USA, Chile,

Panamaische Provinz und Kalifornien. Ausschließliche *Ensis*-Besiedlung haben wir in Nordeuropa und Kanada (Atlantikküste). In Neuseeland sind Schwertmuscheln beider Gattungen bisher nicht nachgewiesen worden.

Die Gattung *Phaxas* ist in Europa und Südafrika mit je einer Art vertreten, im Indopazifik mit wenigen Arten, hier z. T. aus der Untergattung *Ensiculus*. Die nächstverwandte Gattung *Cultellus* (s. l.) finden wir in Europa (Mittelmeer) mit nur einer Art, in Westafrika mit 2 Arten und im Indopazifik mit wenigen Arten.

Von den deutschen Meeresgebieten sind bisher neben *Phaxas pellucidus* und vereinzelten Fossilfunden von *Solen marginatus* 3 *Ensis*-Arten bekannt gewesen, die jedoch meist nur unzureichend behandelt und z. T. falsch benannt worden sind. Mit *Ensis directus* kommt nun die vierte Art hinzu, so daß jetzt die Arten

Ensis ensis (LINNÉ)
Ensis arcuatus (JEFFREYS)
Ensis siliqua (LINNÉ)
Ensis directus (CONRAD)

zur deutschen Meeresmolluskenfauna gerechnet werden.

Systematik.

Ensis ensis (LINNÉ 1758).
Taf. 1 Fig. 1-4; Abb. 1.

1758 *Solen ensis* LINNÉ, Syst. nat. ed. 10: 672.
1869 *Ensis ensis*, — JEFFREYS, Brit. Conch., 3: 16-18; 5, Taf. 47 Fig. 1.
1895 *Ensis ensis*, — BUCQUOY & DAUTZENBERG & DOLLFUS, Moll. mar. Roussillon, 2: 501-506 [partim]; Atlas II, Taf. 73 Fig. 4-5.
1942 *Ensis ensis*, (L.) forma *minor* KAAS & TEN BROEK, Nederl. Zeemoll.: 119; Taf. 8 Fig. 9 b.
1957 *Ensis ensis*, — ZIEGELMEIER, Helgoländer wiss. Meeresunters., 6: Taf. 12 Fig. 5 a[1]).
1963 *Ensis ensis*, — SCHREITLING, Mitt. Arb. gem. Flor. in Schleswig-Holstein u. Hamburg, 11: 35 [partim], Abb. 50, mittl. Exemplar.
1964 *Ensis ensis*, — VAN URK, Basteria, 28 (1-2): 37-39; Taf. 1 Fig. 4.
1966 *Ensis ensis*, — TEBBLE, British Bivalve Seashells: 161-162, Abb. 84; Taf. 10 Fig. e, i.
1972 *Ensis ensis*, — ENTROP, Schelpen vinden en herk., 3. Aufl.: 142.
1977 *Ensis phaxoides*, — ENTROP, Mu. u. Schn. an Europ. Küsten: 66 [partim], Fig. linkes Ex..
1978 *Ensis ensis*, — MÖLLER CHRISTENSEN, Havmuslinger: 100-101.

B e s c h r e i b u n g : Gehäuse mittelgroß, bis ca. 10 cm lang und 1,2-1,3 cm breit, sehr langgestreckt, dünnschalig, mehr oder weniger stark, aber stets deutlich gebogen. Dorsaler und ventraler Schalenrand nahezu parallel, lediglich am

---

[1]) Das bei ZIEGELMEIER (1957) abgebildete Exemplar wird von VAN URK (1964) als „*Ensis arcuatus* (JEFFR.) var. *ensoides* n. var.; bezeichnet und soll eine kleinere und besonders stark gebogene Variante von *Ensis arcuatus* sein.

Hinterende Gehäuse etwas verjüngt. Vorderende stark abgerundet. Hinterster horizontaler Schloßzahn ca. 1/3 der Ligamentlänge einnehmend. Hinterer Schließmuskeleindruck um ca. das 1 1/2fache seines Längsdurchmessers von der Mantelbucht entfernt. Mantelbucht mehr oder weniger abgerundet. Gehäuse weiß, mit nur schwach ausgeprägter rötlicher Sprenkelung. Periostracum hell olivgrün.

Material: Dänemark: Skagen, Strand, wenige frische Doppel- und Einzelklappen, Sept. 1959 (ZIM)[2]; Løkken (Jammerbucht, Skagerrak), Strand, zahlreiche frische Doppelklappen, Okt. 1962 (ZIM, leg. BAUMGARTEN); Deutschland: Spiekeroog, Strand, 5 frische Doppelklappen, 1962 (ZIM, leg. BAUMGARTEN); Baltrum, Strand, einzelne Doppel- und Einzelklappen, Juli 1955 und 1956 (VON COSEL); Norderney, Vorstrand, August 1970 (DÖRJES).

Biotop: In Sandboden in Wassertiefen bis ca. 40 m, meist nicht flacher als 20 m.

Verbreitung: Dänemark, Deutschland, Niederlande, Belgien, Britische Inseln, Biscaya, Iberische Halbinsel, Mittelmeer, dort nach VAN URK (1964: 38) von etwas abweichender Gestalt und kräftiger gefärbt.

Bemerkungen: *Ensis ensis* wird an der deutschen Nordseeküste nur selten angespült, gelegentlich auch subfossile oder fossile Klappen. Hin und wieder kommen Zwischenformen zu *Ensis arcuatus* vor, ansonsten ist die Art jedoch gut definiert und von den übrigen *Ensis*-Arten durch die kleinere Größe und das sehr schmale und charakteristisch gebogene Gehäuse gut zu unterscheiden.

Ensis arcuatus (JEFFREYS 1865).

Taf. 1 Fig. 5-8; Abb. 2.

1848 *Solen ensis* var. *magna* FORBES & HANLEY, Hist. Brit. Moll., 4: Taf. 14 Fig. 2 (non SCHUMACHER 1817).
1865 *Solen siliqua* var. *arcuata* JEFFREYS, Brit. Conch., 3: 19.
1895 *Ensis ensis*, — BUCQUOY & DAUTZENBERG & DOLLFUS, Moll. mar. Roussillon, 2: 501-506 [partim]; Atlas II, Taf. 73 Fig. 1-3.
1939 *Ensis ensis*, — HAFNER, Nordseemuscheln: Taf. 22 Fig. 65.
1942 *Ensis ensis* (L.) forma *major*, — KAAS & TEN BROEK, Nederl. Zeemoll.: 118-119, Taf. 8 Fig. 9 a.
1957 *Ensis ensis*, — ZIEGELMEIER, Helgoländer Wiss. Meeresunters., 6: 22; Taf. 12 Fig. 5 b.
1963 *Ensis ensis*, — SCHREITLING, Mitt. Arb. gem. Flor. Schleswig-Holstein u. Hamburg, 11: 35-36, Abb. 51.
1964 *Ensis arcuatus*, — VAN URK, Basteria, 28 (1-2): 29-31; Taf. 2 Fig. 5.
1966 *Ensis arcuatus*, — TEBBLE, British Bivalve Seash.: 17, Abb. 6; 162-163; Taf. 10 Fig. f-g.
1968 *Ensis arcuatus*, — MCMILLAN, British shells: 95, Taf. 41 Fig. 6.
1972 *Ensis arcuatus*, — ENTROP, Schelpen vinden en herk.: 141.
1978 *Ensis ensis*, — BOUCHET, DANRIGAL & HUYGENS, Coq. Côt. Atl. Manche: 136; Taf. 10 Fig. 7.

---

[2]) ZIM: Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg.

Beschreibung: Gehäuse groß bis sehr groß, festschalig, bis ca. 16 cm lang (gelegentlich noch größer) und ca. 2-2,2 cm breit, meist leicht gebogen, gelegentlich auch stärker gekurvt oder nahezu gerade. Schloßregion oft schwach aufwärts gebogen. Dorsaler und ventraler Schalenrand fast parallel, ventraler Rand meist um ein Geringes stärker gekrümmt. Vorderende mehr oder weniger stark abgerundet, besonders zur Ventralseite hin. Hinterende schräg und abgestutzt-gerundet. Hinterster horizontaler Schloßzahn ca. 1/3 der Ligamentlänge einnehmend. Hinterer Schließmuskeleindruck mindestens um den eigenen Längsdurchmesser, gelegentlich auch noch etwas weiter von der Mantelbucht entfernt. Mantelbucht relativ kurz, nicht sehr breit, Form variabel: gerundet und fast symmetrisch oder mehr „eckig". Gehäuse weiß, oft mit mehr oder weniger kräftig blaß rosa getönten Wachstums„linien" und unregelmäßiger Sprenkelung, besonders aus dem südlichen Teil des Verbreitungsgebietes. Innenseite weißlich, oft rosa bis hell violett getönt, Zeichnung der Außenseite durchscheinend.

Material: Deutschland: Baltrum und Juist, Strand, frische Doppel- und Einzelklappen (Maximalgröße 16 cm), Juli 1955, 1956 und 1957 (von Cosel); Minsener Oog, 2 Einzelklappen, 1950 (Dörjes); Weiße Bank (ohne genauen Fundort), 1 Doppelklappe 16,9 x 2,3 cm, Okt. 1981 (Hilbig); Muschelgrund und Sylter Außengrund, 7° 10′ E / 54° 50′ N und 7° 40′ E / 54° 50′ N, März 1959, Massensterben (Dörjes). — Frankreich: Dinard, Bretagne, Strand, zahlreiche frische Doppelklappen 13.-14. Februar 1982 (von Cosel). — Spanien: Playa de Samil, Ria de Vigo (Galicia), mehrere frische Doppelklappen (Zim, leg. Navarro). — Portugal: Lagoa de Obidos, nördlich Peniche (Mittelportugal), wenige Doppelklappen (von Cosel).

Biotop: In Sandböden in Tiefen zwischen 15 und ca. 40 m.

Verbreitung: Norwegen bis Portugal, Britische Inseln. Nicht im Mittelmeer.

Bemerkungen: Die häufigste einheimische *Ensis*-Art an der deutschen Nordseeküste, jedoch auf den ostfriesischen Inseln relativ selten, frische Gehäuse nur bei bestimmten Wetterlagen (NE-Windlagen) angespült. Am Strand der nordfriesischen Inseln noch seltener, Nachweise aus jüngerer Zeit nicht bekannt. Von den anderen großen *Ensis*-Arten durch die schlanke, mehr oder weniger schwach gebogene Form unterschieden. Die am stärksten variable *Ensis*-Art im Gebiet: Van Urk (1964) beschreibt *E. arcuatus ensoides*, eine etwas kleinere und stärker gebogene Form, die auch vor Norderney gefunden worden ist, und eine nördliche, sehr große Form *E. arcuatus norvegica*. Die meisten Exemplare aus der Deutschen Bucht haben ein relativ gerades Gehäuse.

Ensis siliqua (Linné 1758).

Taf. 2 Fig. 9-12; Abb. 3.

1758 *Solen siliqua* Linné, Syst. Nat. ed. 10: 1113.
1848 *Solen siliqua*, — Forbes & Hanley, Hist. Brit. Moll. 1: 246; 4: Taf. 14 Fig. 3.
1869 *Solen siliqua*, — Jeffreys, Brit. Conch. 5: Taf. 47 Fig. 2.
1937 *Ensis siliqua*, — Altena, Bijdr. tot Kenn . . . .: Taf. 8 Fig. 117-118.
1939 *Ensis siliqua*, — Hafner, Nordseemuscheln, Taf. 22 Fig. 66.
1942 *Ensis siliqua*, — Kaas & Ten Broek, Nederl. Zeemoll.: 119; Taf. 8 Fig. 8.

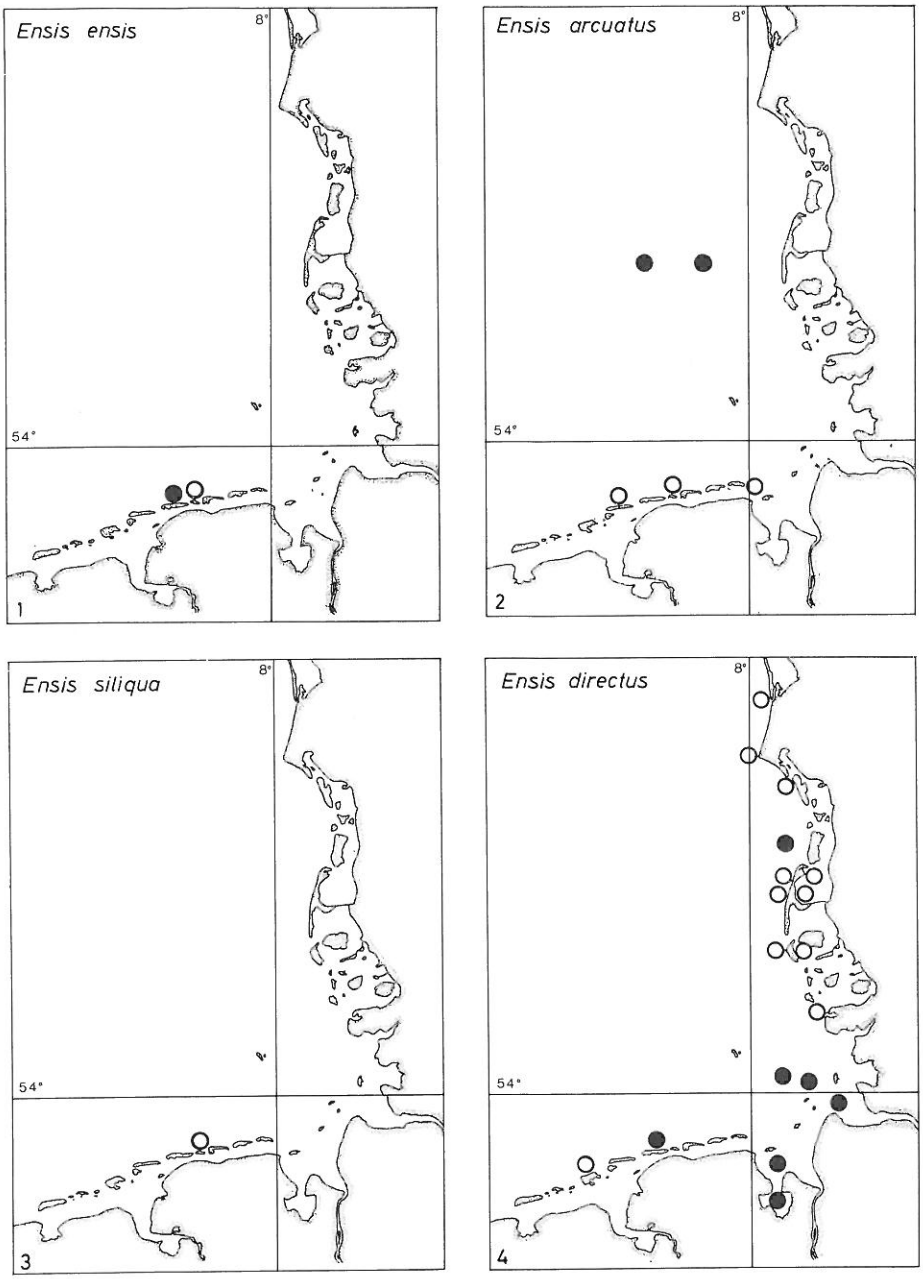


Abb. 1-4. Nachweise von 1. *Ensis ensis* (L.), 2. *Ensis arcuatus* (JEFFR.), 3. *Ensis siliqua* (L.), 4. *Ensis directus* (CONR.) in der Deutschen Bucht.

Figs. 1-4 Records of jackknife and razor clams in the German Bight.

1952 *Ensis siliqua,* — JAECKEL, Mu. u. Schn. d. dt. Nordseek.: Taf. 2 Fig. 2.
1957 *Ensis siliqua,* — ZIEGELMEIER, Helgoländer Wiss. Meeresunters., 6: 22; Taf. 12 Fig. 4 a-b.
1963 *Ensis siliqua,* — SCHREITLING, Mitt. Arb. gem. Flor. Schleswig-Holstein u. Hamburg, 11: 36, Abb. 51.
1964 *Ensis siliqua,* — VAN URK, Basteria, 28 (1-2): 20-22; Taf. 1 Fig. 1.
1972 *Ensis siliqua,* — ENTROP, Schelpen vinden en herk., 3. ed.: 139, Abb. 90.
1978 *Ensis siliqua,* — MÖLLER CHRISTENSEN, Havmuslinger: 100-101.
1978 *Ensis siliqua,* — BOUCHET, DANRIGAL & HUYGENS, Coq. Côt. Atl. Manche: 136; Taf. 10 Fig. 6.

Beschreibung: Gehäuse groß bis sehr groß, bis 22,5 cm, nach CHATFIELD (1977) bis 23 cm, und ca. 3 cm breit, festschalig und relativ schwer, gerade oder nur ganz leicht gebogen. Dorsaler und ventraler Schalenrand meist nicht völlig parallel, sondern dorsal gerade oder nahezu gerade und ventral oft schwach gebogen, Gehäuse meist in der hinteren Hälfte etwas breiter als in der vorderen. Schloßregion schwach aufwärts gebogen. Vorderende schief, gestutzt, leicht abgerundet. Hinterende scharf abgestutzt, schief, wenig gerundet. Hinterster (horizontaler) Schloßzahn 1/3-2/5 der Ligamentlänge einnehmend. Hinterer Schließmuskeleindruck um den eigenen Längsdurchmesser oder (meist) weniger weit von der Mantelbucht entfernt. Mantelbucht breit und kurz, leicht „eckig" oder gerundet. Gehäuse weiß, nur bei Exemplaren aus dem Süden des Verbreitungsgebietes auf der Innenseite teilweise mit ganz schwacher rosavioletter Tönung. Periostracum kräftig olivgrün bis dunkelbraun.

Material: Dänemark: Løkken (Jammerbucht, Skagerrak), Strand, 1 frische Einzelklappe 17,6 cm, Okt. 1962 (ZIM, leg. BAUMGARTEN). — Deutschland: Spiekeroog, Strand, 1 juv. ältere, aber rezente Klappe, 1962 (ZIM, leg. BAUMGARTEN); Baltrum, Strand, 2 ältere, aber rezente Klappen, Juli 1955 und 1957 (VON COSEL). — England: Hayle (Cornwall), Strand, mehrere frische Doppel- und Einzelklappen, Oktober 1960 (VON COSEL). — Spanien: Playa de Samil, Ria de Vigo (Galicia), Strand, mehrere frische Einzelklappen (ZIM, leg. ROLAN).

Biotop: In Feinsand, vom Flachwasser unterhalb der Niedrigwasserlinie bis ca. 40 m Tiefe.

Verbreitung: Norwegen, Dänemark, Britische Inseln bis zur Iberischen Halbinsel, nicht im Mittelmeer, dort durch die von VAN URK (1964) als volle Art abgetrennte *E. siliqua minor* (CHENU 1843) vertreten.

Bemerkungen: Noch vor der chilenischen *E. macha* (MOLINA 1782) ist *E. siliqua* die größte lebende *Ensis*-Art, sie hat ihr Verbreitungszentrum um die Britischen Inseln (besonders große Exemplare von Schottland, Wales und Cornwall). In der Deutschen Bucht ist die Art noch nicht lebend gefunden worden, nach ZIEGELMEIER (1957) „In der Deutschen Bucht selten". Ein Lebendvorkommen kann nicht völlig ausgeschlossen werden. Auf den Ostfriesischen Inseln gelegentlich Einzelklappen oder Fragmente angespült, auf den Nordfriesischen Inseln unseres Wissens bisher nicht nachgewiesen. *E. siliqua* unterscheidet sich von den übrigen für die deutsche Küste in Frage kommenden *Ensis*-Arten durch die Größe und die Gehäuseform, besonders das Verhältnis Länge zu Breite. — Die Unterart *E. siliqua minor* (CHENU) ist außer im Mittelmeer auch an der Atlan-

tikküste bis Holland gefunden worden, an der deutschen Küste nicht mehr. An der Atlantikküste gibt es Übergangsformen zu *E. siliqua siliqua;* die Mittelmeerform ist leichter abzugrenzen durch die geringere Größe (bis 15 cm), die schlanken, völlig geraden Klappen, die kräftigere Färbung und verschiedene Merkmale an der Innenseite: vordere Mantellinie näher am Vorderrande und parallel zu diesem; hinterer Schließmuskelansatz wesentlich weiter entfernt von der Mantelbucht.

Ensis directus (CONRAD 1843).
Taf. 2 Fig. 13-15;
Taf. 3 Fig. 16-19;
Taf. 4 Fig. 20-23;
Taf. 5 Fig. 31-32; Abb. 4.

1843 *Solen directus* CONRAD, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1: 325.
1870 *Solen ensis* var. *Americanus* GOULD & BINNEY, Rep. Invertebr. Massachusetts, 2. Aufl., Moll.: 42, Abb. 366.
1964 *Ensis directus*, — VAN URK, Basteria, 28 (1-2); 36-37.
1974 *Ensis directus*, — ABBOTT, Amer. Seash., 2. Aufl.: 494, No. 5627 (fig.).

Beschreibung: Gehäuse groß bis sehr groß, bis ca. 16 cm lang und 2,5-2,8 cm breit (nach ABBOTT 1974: bis 10 inches = 25 cm), nicht sehr dick-, aber noch relativ festschalig, jedoch etwas leichter zerbrechlich als die einheimischen großen *Ensis*-Arten, mehr oder weniger gebogen, breit, relativ flach. Schloßrand dorsal stets aufwärts gebogen. Dorsaler und ventraler Schalenrand meist parallel, Hinterende so breit wie Vorderende, gelegentlich etwas schmaler oder breiter. Vorderende stark abgerundet, Hinterende mehr abgestutzt, jedoch mit deutlich abgerundeten Ecken. Hinterster horizontaler Schloßzahn ca. 1/3 der Ligamentlänge einnehmend. Hinterer Schließmuskeleindruck sehr nahe bei der Mantelbucht, auch bei adulten Exemplaren oft nur 2-3 mm Zwischenraum. Mantelbucht nicht symmetrisch rund, sondern in der oberen Hälfte (dorsal) in Richtung Schließmuskelansatz (entlang der oberen Mantellinie) mehr oder weniger spitz eingebuchtet. Gehäuseabschnitt oberhalb der Diagonallinie nicht wie bei den anderen *Ensis*-Arten weißlich oder gesprenkelt, sondern relativ einheitlich rötlich mit grau, auf der Innenseite besonders am Hinterende als rotbräunliche bis blaß-bräunlichviolette verwaschene Querstreifen oder -zonen sichtbar. Auch Ventralseite und Vorderende bisweilen innen bräunlichviolett bis violett getönt.

Material: Dänemark: Gammelgab, zwischen Nymindegab und Henne Strand (Jütland), Strand, zahlreiche frische juvenile und adulte Doppelklappen, 3. 7. 82 (ZIM, leg. STURM); Blåvands Huk, Strand bei Leuchtturm, zahlreiche frische Doppelklappen (max. 14,6 cm), 26. 5. u. 11. 9. 82 (ZIM, leg. ZUNK); Skallingen (nördlich Fanö), Strand, einzelne frische juv. Doppelklappen, 21. 5. 82 (ZIM, leg. ZUNK); Querab Insel Rømø (Benthos-Sta. „List I", Biol. Anst. Helgoland, 55° 9′ N / 8° 17′ E), 13 m Tiefe, ca. 50 juv. Exemplare, 31. 8. 81 (ZIEGELMEIER). — Deutschland: Sylt, Weststrand zwischen List und Westerland, zahlreiche Doppel- und Einzelklappen (max. 11,9 cm), am 20. und 31. 10. 81 (ZIM, leg. MÜNZING und VON COSEL), einzelne Doppel- und Einzelklappen z. T. frischtot (max. 14,1 cm), 16. 3. 82 (ZIM, leg. MÜNZING), zahlreiche Doppel- und Einzelklappen (max. 14,3 cm), 25. 8. 82 (ZIM, leg. VON COSEL); Amrum, West- und Ostrand, mehrere Doppelklappen (max. 12,7 cm), Anfang Juli 1982 (ZIM,

leg. BIELER und SIERWALD), mehrere Doppel- und Einzelklappen (max. 12,5 cm), August 1982 (ZIM, leg. MÜHLENHARDT); Tümlauer Bucht und Westerheversand (bei St. Peter-Ording), einzelne frische Doppelklappen, 20. 5. 1982 (ZIM, leg. RÜHM und HOERSCHELMANN); Elbmündung vor Cuxhaven, 2 frischtote Exemplare, getrawlt mit Garnelenbaumkurre (max. 14,3 cm), März 1982 (ZIM, von Inst. f. Küsten- und Binnenfischerei); Seegebiet nordwestlich Großer Vogelsand, zahlreiche juv. Exemplare in Greiferproben (max. ca. 8 cm), Juni 1979 bis August 1982 (MÜHLENHARDT-SIEGEL); Außenelbe mit Großem Vogelsand, zahlreiche Exemplare verschiedener Altersstufen, März 1980—März 1981 (DÖRJES); Hoher Weg und Vogelinsel Mellum, Massensterben, März 1982 (DÖRJES; einige Ex. in ZIM); Innenjade, zahlreiche adulte frischtote Exemplare, getrawlt (Massensterben) (max. 13,5 cm), März 1982 (DÖRJES; einige Ex. in ZIM); Norderney, NE-Strand, Massensterben (DÖRJES), Strand, mehrere Doppelklappen (max. 11,4 cm), Juni 1982 (ZIM, leg. RHODE); Borkum, Massensterben, März 1982 (DÖRJES).

Biotop: In sandigem und feinsandigem Boden in der unteren Tidezone und im angrenzenden Flachwasser bis ca. 20-30 m Tiefe.

Verbreitung: Nordamerikanische Ostküste von Labrador bis Nordcarolina. In Europa bisher nur zwischen Borkum und Süd-Jütland nachgewiesen.

Bemerkungen: *Ensis directus* unterscheidet sich von den einheimischen *Ensis*-Arten durch die oft größere Breite im Verhältnis zur Länge, die oft weniger gewölbten Klappen, das charakteristisch gebogene und etwas weniger festschalige Gehäuse, den sehr geringen Abstand zwischen hinterem Schließmuskel und Mantelbucht, die Form der Mantelbucht und in geringerem Maße die Färbung. Am nächsten kommt sie *Ensis arcuatus*, ist jedoch ebenfalls durch den Schließmuskelabstand zur Mantelbucht und die Form der Mantelbucht (neben anderen Kriterien) hinreichend abgegrenzt und nicht zu verwechseln. Ein weiterer Unterschied ist der Biotop: die einheimischen Arten *E. ensis* und *E. arcuatus* bevorzugen Tiefen ab 20 m (die im Gebiet seltene *E. siliqua* bleibt hier außer Betracht), während *E. directus* ein charakteristischer Vertreter des untersten Tidebereiches und des Sublitorals ist (siehe auch unten). — Ebenso wie *E. arcuatus* ist *E. directus* in der Form sehr variabel, und das ist auch bei den an der deutschen und dänischen Küste gefundenen Exemplaren festzustellen, die Form reicht von relativ kurz und breit bis langgestreckt und schmaler, mit unterschiedlichem Biegungsgrad.

VAN URK (1972: 135) trennt die allgemein als „*E. directus* (CONR.)" bekannte und hier behandelte rezente Form unter dem nächsten verfügbaren Namen „*Ensis americanus* (BINNEY 1870)" ab und beläßt den Namen „*directus*" nur der fossilen Form, die von CONRAD als *Solen directus* beschrieben worden war. VAN URK (1972) führt verschiedene Unterschiede an, die eine Trennung der fossilen und der rezenten Form rechtfertigen könnten. So ist u. a. die fossile Form nur bis 10 cm groß und gerade, im Gegensatz zur größeren und mehr oder weniger gebogenen rezenten Form. Außerdem ist der parallel zum Vorderrande liegende Mantellinien-Eindruck bei der fossilen Form senkrecht, bei der rezenten Form verläuft er leicht schräg nach vorne. Zumindest ein Teil der von VAN URK (1972) genannten unterschiedlichen Eigenschaften der fossilen Form fällt jedoch in die Variationsbreite der rezenten Form. So befinden sich im umfangreichen dieser Arbeit zugrundeliegenden Material einige halbwüchsige, fast gerade, mit VAN URK (1972: 163, Abb. 2-3) übereinstimmende Exemplare, ebenso wie Exemplare mit senkrechtem

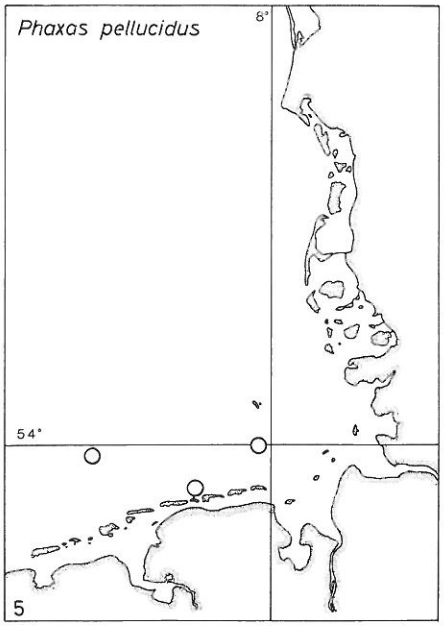
vorderem Mantellinien-Eindruck. Die Frage, ob eine Trennung auf Art- oder Unterartniveau zu rechtfertigen ist, soll einer künftigen Revision aller *Ensis*-Arten vorbehalten bleiben. Hier und im folgenden 2. Teil wird daher der „eingeführte" und bekanntere Name „*E. directus*" für die rezente ostamerikanische Form zunächst beibehalten.

Phaxas pellucidus (PENNANT 1777).

Taf. 5 Fig. 27-30; Abb. 5.

1777 *Solen pellucidus* PENNANT, Brit. Zool. ed. 4, **4**: 84, Taf. 46 Fig. 23.
1952 *Phaxas pellucidus*, — JAECKEL, Mu. u. Schn. d. dt. Meeresk.: Taf. 6 Fig.6.
1957 *Phaxas pellucidus*, — ZIEGELMEIER, Helgoländer Wiss. Meeresunters., **6**: 22; Taf. 12 Fig. 3 a-c.
1963 *Phaxas pellucidus*, — SCHREITLING, Mitt. Arb. gem. Flor. Schleswig-Holstein u. Hamburg, **11**: 34-35, Abb. 49.

Beschreibung: Gehäuse klein, bis ca. 3,5 cm lang, im Gegensatz zu den anderen Schwertmuscheln kurz und relativ breit, Verhältnis Länge zu Breite ca. 3-3,5:1, sehr zart und zerbrechlich, durchscheinend. Enden stark abgerundet,



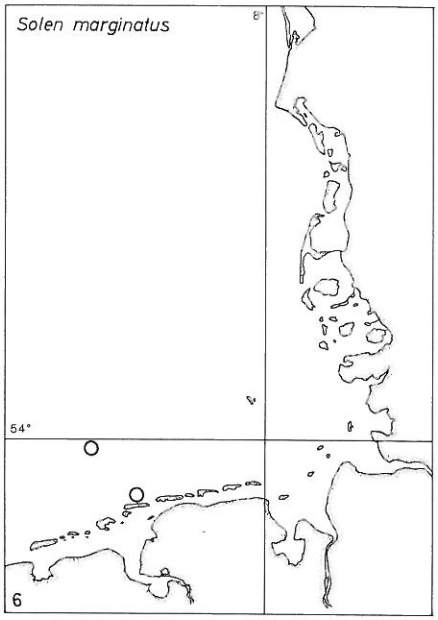


Abb. 5. Nachweise von *Phaxas pellucidus* (PENN.) in der Deutschen Bucht.
Fig. 5. Records of *Phaxas pellucidus* in the German Bight.

Abb. 6. Nachweise von *Solen marginatus* PULT. in der Deutschen Bucht.
Fig. 6. Records of *Solen marginatus* in the German Bight.

gleichmäßig. Dorsaler Schalenrand mehr oder weniger gerade, ventraler Rand gebogen. Hinterer Schließmuskelansatz direkt vor der Mantelbucht ohne Zwischenraum. Gehäuse durchscheinend weißlich, mit dünnem gelbgrünem Periostracum.

Material: Deutschland: Baltrum, Strand, 2 Doppelklappen, Juli 1957 (von Cosel); Deutsche Bucht zwischen Borkum-Riffgrund und Außenelbe im Sublitoral (Dörjes); Position ehem. Feuerschiff P 12 (etwa halbwegs zwischen Wangerooge und Helgoland), 1 frische Doppelklappe (Dörjes).

Biotop: In Feinsand, Schlammsand und Schlick in Tiefen von ca. 4 m bis über 100 m.

Verbreitung: Norwegen und Britische Inseln, Nordsee, Ostsee bis Kieler Bucht, europäische Küste bis zur Iberischen Halbinsel.

Bemerkungen: Junge Exemplare von *Ensis directus* wurden bei ihrem ersten Auftreten für abweichende Exemplare von *Phaxas pellucidus* gehalten, da sie ebenfalls auffallend gerundete Enden besitzen. Sie sind auch relativ kurz, doch stets deutlich länger als *Phaxas;* außerdem ist der Biotop unterschiedlich. — Am Strand der Ostfriesischen Inseln wird *Phaxas pellucidus* nur selten bei NE-Windlagen angespült und nur bei ablaufendem Wasser mit leichtem Material an durch Sandbänke vor starker Brandung geschützten Stellen in der Tidezone abgesetzt. Nie am eigentlichen Flutspülsaum gefunden, gute Exemplare sind nur in Bodengreifer- bzw. Dredschproben enthalten.

Solen marginatus Pulteney 1799.

Taf. 4 Fig. 24-25; Abb. 6.

1777 *Solen vagina* Pennant, Brit. Zool., ed. 4, 4: 83; Taf. 46 Fig. 3 (non Linné 1758).
1799 *Solen marginatus* Pulteney, Hutchin's Dorset: 28.
1813 *Solen marginatus* Pulteney, Hutchin's Dorset: 28, Taf. 4 Fig. 8.
1939 *Solen marginatus,* — Hafner, Nordseemuscheln, Taf. 22, Fußnote (ohne Abb.).
1957 *Solen marginatus,* — Ziegelmeier, Helgoländer wiss. Meeresunters., 6: 22; Taf. 12 Fig. 6.
1963 *Solen marginatus,* — Schreitling, Mitt. Arb. gem. Flor. Schleswig-Holstein u. Hamburg, 11: 37, Abb. 52.
1972 *Solen marginatus,* — Entrop, Schelpen vinden en herk., 3. ed.: 144, Abb. 95.

Beschreibung: Gehäuse mittelgroß bis groß, bis ca. 13 cm lang im südlichen Teil des Verbreitungsgebietes bis 15 cm lang, 1,7-1,8 cm breit, festschalig, gerade, dorsaler und ventraler Schalenrand parallel, vorne etwas schräg, hinten gerade abgestutzt, hülsenförmig bzw. scheidenförmig. Im Gegensatz zu *Ensis* am Schloß keine Seitenzähne und nur ein Hauptzahn an jeder Klappe. Hinterer Schließmuskeleindruck direkt vor der Mantelbucht. Gehäuse gelblich, mit hellbraunem Periostracum, das kaum Farbunterschiede beiderseits der Diagonallinie zeigt. Scharfe Rille direkt hinter dem Vorderrand, diesem parallel.

Material: Deutschland: Juist, Strand, einzelne fossile Bruchstücke (von Cosel) (im Küstenmuseum Juist eine ganze Klappe); Borkum, Riffgrund, August 1967-

70, 1972, Einzelklappen (DÖRJES). — Belgien: De Panne, Strand, Einzelklappen (VON COSEL). — Frankreich: Dinard (Bretagne), Strand, einige Doppel- und Einzelklappen (ZIM, leg. VON COSEL).

Biotop: In Sand oder Schlammsand, vom Flachwasser direkt unterhalb der Tidezone bis in größere Tiefen. Gelegentlich auch in der unteren Tidezone.

Verbreitung: Norwegen und England bis ins Mittelmeer und Schwarze Meer, sowie Westafrika bis Senegal. Nicht in der südlichen Nordsee.

Bemerkungen: *Solen marginatus* fehlt lebend an der dänischen, deutschen und holländischen Nordseeküste und tritt erst im Kanal auf. Nachweise an der deutschen Küste beschränken sich auf einzelne Funde fossiler (?) Klappen oder Fragmente nur am Strand der westlichen Inseln Borkum und Juist, sowie auf gedredschte Leerklappen vor Borkum. Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß die Art, wie auch in jüngster Zeit andere Organismen aus wärmeren Teilen der europäischen Küste, sich irgendwann an der deutschen Küste ansiedeln könnte, ist sehr gering, jedoch nicht völlig auszuschließen. — In ihrem Verbreitungsgebiet besetzt *Solen marginatus* in etwa eine ähnliche ökologische Nische wie die, die jetzt an der deutschen und dänischen Nordseeküste von *Ensis directus* eingenommen wird.

Bestimmungsschlüssel

der an der deutschen Nordseeküste gefundenen Schwertmuschel-Arten.

1. Gehäuse klein (bis 3 cm), kurz und sehr breit (Verhältnis Länge zu Breite 3:1 bis 3,5:1), Enden stark abgerundet ..... *Phaxas pellucidus* (PENN.) (Taf. 5 Fig. 27-30).

— Gehäuse mittelgroß bis sehr groß, langgestreckt, gerade oder gebogen. Verhältnis Länge zu Breite 5:1 bis 9:1. Enden weniger stark gebogen bis abgestutzt 2

2. Gehäuse mittelgroß bis groß (bis 15 cm), völlig gerade, nur 1 senkrechter Schloßzahn (Hauptzahn) an jeder Klappe, keine Seitenzähne. Scharfe Rille außen parallel dem Vorderrande, schräg-senkrecht zum Schloß .... *Solen marginatus* PULT. (Taf. 4 Fig. 24-25).

— Gehäuse mittelgroß bis sehr groß, gerade oder gebogen, rechte Klappe mit 1, linke Klappe mit 2 senkrechten Schloßzähnen. Seitenzähne vorhanden. Vorderrand ohne Rille außen 3

3. Gehäuse mittelgroß (bis 10 cm), lang und schmal (Verhältnis Länge zu Breite 7,5:1 bis 9:1), kräftig gebogen. Mantelbucht schmal, rund. Hinterer Schließmuskelansatz um mehr als den eigenen Längsdurchmesser von der Mantelbucht entfernt ..... *Ensis ensis* (L.) (Abb. 7; Taf. 1 Fig. 1-4).

— Gehäuse groß bis sehr groß, gerade oder gebogen 4

4. Gehäuse sehr groß (bis 22 cm), kräftig, breit (Verhältnis Länge zu Breite 6,5:1 bis 7,5:1), gerade. Mantelbucht breit, rund oder nahezu rund. Hinterer Schließmuskelansatz um weniger als seinen eigenen Längsdurchmesser von der Mantelbucht entfernt ..... *Ensis siliqua* (L.)
(Abb. 8; Taf. 2 Fig. 9-12).

— Gehäuse groß bis sehr groß, mehr oder weniger stark gebogen, lang und schmal oder breiter und kürzer 5

5. Gehäuse bis 16 cm lang, meist stark gebogen, breit und kurz (Verhältnis Länge zu Breite 5:1 bis 7:1), Klappen relativ flach. Mantelbucht breit, in der oberen (dorsal gelegenen) Hälfte in Richtung Schließmuskelansatz zu einer stumpfen Spitze ausgezogen. Hinterer Schließmuskelansatz nur um die Hälfte seines Längsdurchmesser oder weniger von der Mantelbucht entfernt .... *Ensis directus* (CONR.)
(Abb. 9 Taf. 2 Fig. 13-15;
Taf. 3 Fig. 16-19;
Taf. 4 Fig. 20-23;
Taf. 5 Fig. 31-32).

— Gehäuse bis 16 cm lang, meist nicht so stark gebogen, lang und schmal (Verhältnis Länge zu Breite 7,5:1 bis 8:1), Klappen stark konvex. Mantelbucht schmal, rund oder nahezu rund. Hinterer Schließmuskelansatz um mehr als seinen Längsdurchmesser von der Mantelbucht entfernt .... *Ensis arcuatus* (JEFFR.)
(Abb. 10; Taf. 1 Fig. 5-8).

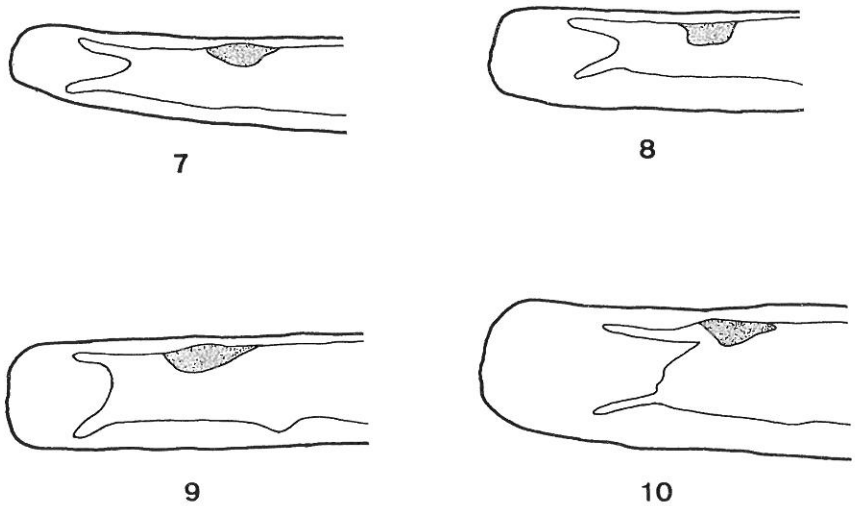


Abb. 7-10. Mantelbucht und Lage des hinteren Schließmuskels bei 7. *Ensis ensis* (L.), 8. *Ensis arcuatus* (JEFFR.), 9.*Ensis siliqua* (L.), 10. *Ensis directus* (CONR.).

Figs. 7-10. Pallial sinus and position of posterior adductor in razor- and jackknife clams from the German Bight.

Diskussion.

Ensis directus ist nach *Petricola pholadiformis* (LAMARCK 1822) (ca. 1890, siehe SCHLESCH 1932), *Mercenaria mercenaria* (LINNÉ 1758), *Crepidula fornicata* (LINNÉ 1759) und *Urosalpinx cinerea* (SAY 1822) die fünfte Molluskenart, die in historischer Zeit auf irgendeine Art und Weise von der Ostküste Nordamerikas nach Europa gelangt ist. Auch bei anderen Invertebraten gibt es derartige Immigranten, z. B. *Limulus polyphemus* (siehe WOLFF 1977). Auf welche Weise diese Arten zu uns gekommen sind, ist nicht immer bekannt. Von *Crepidula fornicata* und *Urosalpinx cinerea* wissen wir, daß sie mit Saataustern (*Crassostrea virginica* (GMELIN 1791)) unbeabsichtigt eingeschleppt worden sind. *Mercenaria mercenaria* wurde nach SCHLESCH (1932) 1864 zum erstenmal in der Humbermündung gefunden „und vermehrte sich im Lauf der nächsten 30 Jahre dort sehr stark". Danach starb sie wieder ab, doch hat man die Art in den letzten 70 Jahren wiederholt neu eingeführt, um sie kommerziell zu nutzen. Eine erfolgreiche Eingewöhnung ist jedoch nur an einigen Stellen in England, Frankreich und Belgien möglich gewesen. Die Art und Weise der allerersten „Einfuhr" 1864 kennen wir nicht, ebensowenig wie die von *Petricola pholadiformis* in den neunziger Jahren des vorigen Jahrhunderts. Der wahrscheinliche Weg von *Ensis directus,* nämlich als Larvenstadium im Ballastwasser eines schnell fahrenden Schiffes, scheidet bei diesen beiden Arten aus, da die Segelschiffe der damaligen Zeit mit Sandballast fuhren. Auf diese Weise sind zwar wiederholt Gehäuse und Klappen exotischer Mollusken an europäische Strände gelangt, doch ein Transport von lebenden Muscheln erscheint, zumal bei den damaligen langen Reisedauern, sehr unwahrscheinlich.

Die Eingewöhnung und Ausbreitung der Neuankömmlinge verlief auch unterschiedlich. *Petricola pholadiformis* (siehe SCHLESCH 1932) und *Crepidula fornicata* fanden günstige Bedingungen vor, sie breiteten sich, unterstützt durch ihr freilebendes Larvenstadium, relativ rasch aus und fanden wenig oder keine „Konkurrenz" in den von ihnen bevorzugten Biotopen. So wurde *Crepidula fornicata* zu einem gefürchteten Nahrungskonkurrenten für *Mytilus* und *Ostrea.* Das Vordringen von *Petricola pholadiformis* bewirkte nach SCHLESCH (1932: 148) einen teilweisen Rückgang der einheimischen *Barnea candida,* inzwischen scheinen sich beide Arten jedoch „arrangiert" zu haben. Die Eingewöhnung von *Mercenaria mercenaria* verlief, wie erwähnt, sehr viel schwieriger, und selbstständige Ausbreitung durch den Veliger wie bei *Petricola* und *Crepidula* ist hier offenbar kaum erfolgt. *Urosalpinx cinerea* beschränkt sich weiterhin auf ein kleines Areal an der Südostküste Englands und kann sich auf Grund des fehlenden freischwimmenden Larvenstadiums aktiv nicht schnell weiter ausbreiten.

Im Fall der *Ensis directus* müssen wir auf Grund der vorliegenden populationsdynamischen Daten (die im zweiten Teil dieser Arbeit behandelt werden) annehmen, daß spätestens in der ersten Hälfte des Jahres 1978 ein Schiff an der Ostküste Nordamerikas Ballastwasser aufgenommen hat, das frisch geschlüpfte Veligerlarven von *Ensis directus* in größeren Mengen enthielt. Nach einer Überfahrt von ca. 8-10 Tagen (was demnach noch innerhalb der Dauer des freischwimmenden Larvenstadiums liegt) wurde dieses larvenhaltige Ballastwasser vor der Elb- oder Wesermündung, höchstwahrscheinlich querab Wangerooge, abgelassen, die am Leben gebliebenen Veligerlarven fanden dort günstige, ihnen

zusagende Lebensbedingungen vor, sodaß sie in der Lage waren, die Metamorphose zum bodenlebenden Tier zu vollenden und zu wachsen. Die *Ensis* wuchsen rasch zu fortpflanzungsfähiger Größe heran und produzierten ihrerseits wieder Larven, die für eine weitere rasche Ausbreitung sorgten. Die erste *Ensis directus,* ein 4,7 cm langes Einzelexemplar, das sich möglicherweise aus einer der eingeführten Larven entwickelt hat, wurde am 20. 6. 1979 in einer Greiferprobe nördlich „ E l b e I " gefunden. Erste kleine *Ensis,* sehr wahrscheinlich schon der „F_1"-Generation zugehörig, waren im Oktober 1979 in den Greiferproben in größeren Mengen enthalten. Die Art breitete sich rasch weiter aus, bis das Verbreitungsgebiet nach knapp 2 1/2 Jahren die gesamte deutsche Nordseeküste und den südlichen Teil der dänischen Küste umfaßte.

Da die ökologische Nische, die *Ensis directus* einnimmt, hier noch nicht besetzt war (die einheimischen *Ensis*-Arten leben bekanntlich tiefer), kam es zu der beobachteten Massenvermehrung. Die Problematik einer solchen Verpflanzung in ein anderes Faunengebiet sollte sich aber schon bald zeigen: Im und nach dem Winter 1980/81 und besonders nach dem kalten Winter 1981/82 wurde jeweils ein Massensterben beobachtet, dessen Ursachen wir noch nicht kennen, und von dem zunächst angenommen werden mußte, daß ihm nahezu die gesamte Population zum Opfer gefallen war. Möglicherweise kann die Wassertemperatur oder ihre Schwankung eine der Ursachen sein, doch ist andererseits bekannt, daß *Ensis directus* in ihrem angestammten Verbreitungsgebiet (z. B. Labrador) wesentlich härtere Winter überstehen muß. Eine andere wahrscheinlichere Ursache dürfte in der außergewöhnlichen Dichte der Populationen liegen, in der schließlich alle Exemplare zu gegenseitigen Nahrungskonkurrenten wurden, wobei Temperaturschwankungen dann lediglich Auslöser für das Massensterben gewesen sein könnten. Derartige Massensterben wurden auch wiederholt bei einheimischen Bivalvierarten (*Donax vittatus* (Da Costa 1778) und *Cerastoderma edule* (Linné 1767)) beobachtet, wonach sich dann aus der Larvenproduktion der wenigen überlebenden Exemplaren jeweils eine neue Population aufbaute. Bei *Ensis directus* ist es ebenso: überlebende Adultexemplare haben im Frühjahr 1982 Larven produziert, denn Bodengreiferproben im Juni 1982 im Vorstrandbereich der Insel Norderney und im Juli 1982 westlich vom Großen Vogelsand, sowie Stechkastenproben auf dem Großen Vogelsand im August 1982 enthielten erneut massenhaft juvenile, 1-2 cm große Exemplare.

Im Falle der *Ensis directus* ist, wie auch von Rauck (1982: 66) angenommen, Wasserverschmutzung aller Wahrscheinlichkeit nach nicht die Ursache für das Massensterben, das sich als natürlicher Vorgang unabhängig von derartigen Faktoren immer wieder ereignen kann.

Es sprechen alle Tatsachen dafür, daß *Ensis directus* zu einem bleibenden Bestandteil unserer einheimischen Molluskenfauna geworden ist. Die Auswirkungen dieser Neueinwanderung auf andere Molluskenarten und -populationen in unserem Gebiet sind allerdings derzeit noch nicht abzusehen.

Danksagung.

Herrn Dr. E. Rachor (Institut für Meeresforschung Bremerhaven) danken wir für die Gelegenheit zur regelmäßigen Mitfahrt eines der Autoren (Mühlenhardt-Siegel) auf FS „*Victor Hensen*"; und für die großzügige Hilfe an Bord bei den Probenahmen.

Ebenso danken wir Herrn Dr. H. ALBRECHT (Deutsches Hydrographisches Institut) für die Gelegenheit für denselben Autor, an zwei Ausfahrten des FS „*Gauss*" teilzunehmen. — Gehäusematerial erhielten wir von H. BIEBER, R. BIELER, K.-J. GÖTTING, F. LAMP, R. MÜHLENHARDT, J. MÜNZING, I. NAVARRO, B. RHODE, E. ROLAN, W. RÜHM, P. SIERWALD, C.-D. STURM und B. ZUNK. Ihnen sei an dieser Stelle ebenfalls herzlich gedankt. Schließlich gilt unser Dank besonders auch Herrn Dr. E. ZIEGELMEIER (Biologische Anstalt Helgoland, Litoralstation List/Sylt) für zahlreiche Hinweise und die Überlassung des Fotos vom Sylter Spülsaum.

Schriften.

ABBOTT, R. T. (1974): American Seashells. — 2. Aufl., 663 S., 24 Taf.; New York (Van Nostrand Reinhold).

BOUCHET, Ph. & DANRIGAL, F. & HUYGENS, C. (1978): Coquillages des côtes atlantiques et de la manche. — 144 S., 11 Taf.; Papeete, Tahiti (Les Editions du Pacifique).

BUCQUOY, E. & DAUTZENBERG, Ph. & DOLLFUS, G. (1882-1889): Mollusques marins du Roussillon. — 2 Bde., 570 und 884 S., Atlas 66 und 99 Taf.; Paris (Baillière).

CHATFIELD, J. E. (1977): Welsh Seashells. — 44 S.; Cardiff (Nat. Museum of Wales).

CONRAD, T. A. (1843): Descriptions of nineteen species of Tertiary fossils of Virginia and North Carolina. — Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, **1**: 323-329.

ENTROP, B. (1972): Schelpen vinden en herkennen. — 3. Aufl., 320 S.; Zutphen (Thieme).

FORBES, E. & HANLEY, S. (1848-1853): A History of British Mollusca and their Shells. — 4 Bde., 486, 557, 616 und 301 S., 64 und 133 Taf.; London (Van Voorst).

GOULD, A. A. & BINNEY, G. W. [Hrsg.] (1870): Report on the invertebrata of Massachusetts. — 2. Aufl., Mollusca. — 524 S., 12 Taf.; Boston (Wright & Potter).

HAFNER, F. (1939): Nordseemuscheln, Arten und Formen. — 31 S., 25 Taf.; Berlin (Florian Kupferberg).

JAECKEL, S. (1952): Die Muscheln und Schnecken der deutschen Meeresküsten. — Neue Brehm-Bücherei, **72**, 67 S., 7 Taf.; Leipzig (Geest & Portig).

JEFFREYS, J. G. (1863-1869): British Conchology, Bd. 2-5, Marine Shells. — 465 S., 8 Taf.; 393 S., 8 Taf.; 486 S., 8 Taf.; 258 S., 102 Taf.; London (an Voorst).

KAAS, P. & TEN BROEK, A. N. CH. (1942): Nederlandse Zeemollusken. — 232 S., 16 Taf.; Amsterdam (Wereldbiblioteek).

LINNÉ, C. VON (1758): Systema naturae per regna tria naturae. — 10. Aufl., Bd. 1, Regnum animale. — 824 S.; Stockholm.

MCMILLAN, N. (1972): British Shells. — 187 S., 80 Taf.; London (Warne).

MÖLLER CHRISTENSEN, J. (1978): Havmuslinger. — 124 S.; Kopenhagen (Gyldendal). — [Engl. Übers. 1980, S. P. DANCE (Bearb.), "Seashells, Bivalves of the British and Western European Seas". — Harmondsworth (Penguin Books)].

PENNANT, Th. (1777): British Zoology, 4. Crustacea, Mollusca, Testacea. — 136 S., 93 Taf.; London (B. White).

PULTENEY, R. (1799): Catalogue of the Birds, Shells and some of the more rare Plants of Dorsetshire, from the new and enlarged edition of Mr. Hutchin's History of that County. — 106 S., London. — 2. Aufl. 1813. — 106 S., 23 Taf.; London.

RAUCK, G. (1982): Massensterben der Messerscheiden-Muscheln (*Ensis* spp.) an der niedersächsischen und schleswig-holsteinischen Küste. — Inf. Fischwirtsch., **29** (2): 65-66.

REGTEREN ALTENA, C. O. VAN (1937): Bijdrage tot de kennis der fossiele, subfossiele en recente mollusken, die op de nederlandsche stranden aanspoelen, en hunner verspreiding. — 184 S., 12 Taf.; Diss. Univ. Amsterdam. Rotterdam (Van Sijn).

SCHLESCH, H. (1932): Über die Einwanderung nordamerikanischer Meeresmollusken in Europa unter Berücksichtigung von *Petricola pholadiformis* LAM. und ihrer Verbreitung im dänischen Gebiet. — Arch. Moll., 64: 146-154.

SCHREITLING, K. Th. (1963): Am Spülsaum der Nordwestdeutschen Flachküste. — Mitt. Arb. gem. Floristik Schleswig-Holstein u. Hamburg, **11**: 1-105.

TEBBLE, H. (1966): British Bivalve Seashells. — 212 S., 12 Taf.; London (British Museum; H. M. S. O.).

URK, R. M. VAN (1964): The Genus *Ensis* in Europe. — Basteria, **28** (1-2): 13-44, 4 Taf..

— — — (1972): Notes on American fossil *Ensis* species. — Basteria, **36** (2-5): 131-142.

WOLFF, T. (1977): The Horseshoe Crab (*Limulus polyphemus*) in North European Waters. — Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren, **140**: 39-52.

ZIEGELMEIER, E. (1957): Die Muscheln (Bivalvia) der deutschen Meeresgebiete. — Helgoländer Wiss. Meeresunters., **6** (1): 1-56.

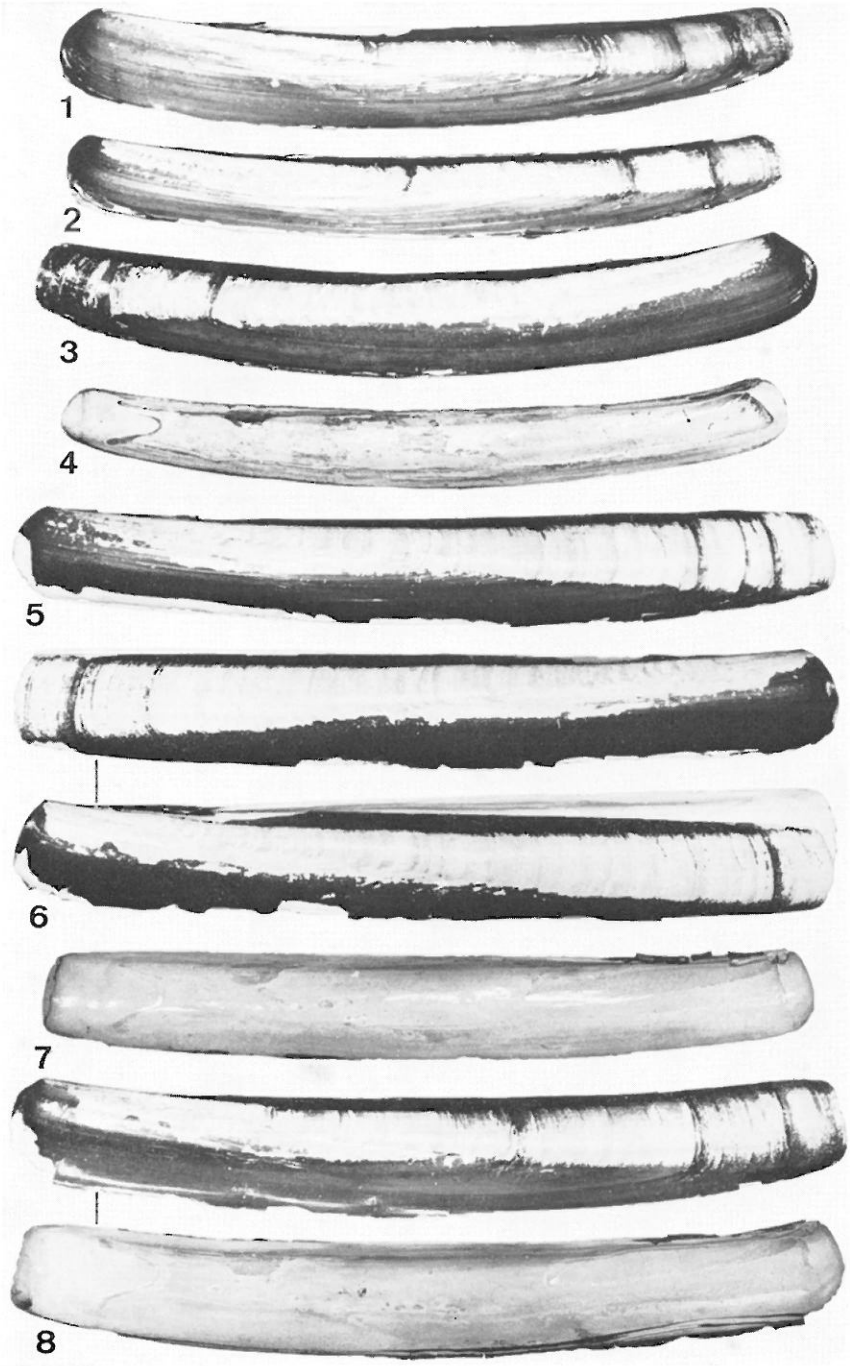
Tafel 1.

Fig. 1-3. *Ensis ensis* (L.), frische Leergehäuse. — Baltrum, Strand. 1955-57 (leg. u. coll. VON COSEL). — × 1.

Fig. 4. *Ensis ensis* (L.), rezente, aber postmortal graue Leerklappe. — Baltrum, Strand. 1955-57 (leg. u. coll. VON COSEL). — × 1.

Fig. 5-7. *Ensis arcuatus* (JEFFR.), frische Leergehäuse und -klappen. — Baltrum, Strand. 1955-57 (leg. u. coll. VON COSEL). — × 2/3. — Die für die Deutsche Bucht typische nur sehr schwach gebogene Form.

Fig. 8. *Ensis arcuatus* (JEFFR.), frisches Leergehäuse. — Juist. 1956 (coll. VON COSEL). — Etwa × 2/3. — Mehr gebogenes Gehäuse, für die deutsche Küste ungewöhnlich.



R. v. Cosel & J. Dörjes & U. Mühlenhardt-Siegel:
Die amerikanische Schwertmuschel *Ensis directus* (Conrad)
in der Deutschen Bucht.

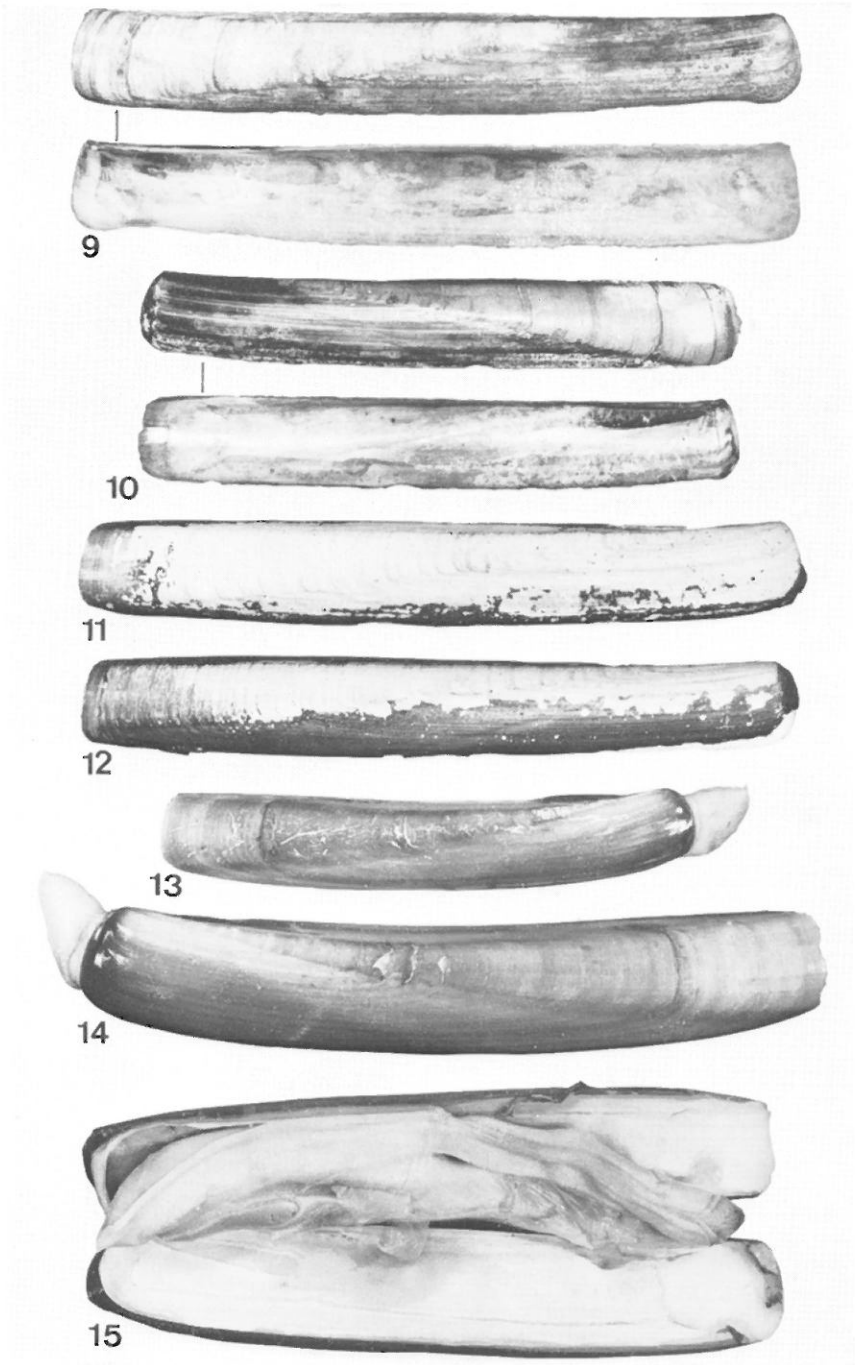
I. Zoogeographie und Taxonomie im Vergleich
mit den einheimischen Schwertmuschel-Arten.

Tafel 2.

Fig. 9-10. *Ensis siliqua* (L.), rezente, aber ältere, postmortal grau oder braun gefärbte Klappen. — Baltrum, Strand. 1955-57 (leg. u. coll. von Cosel). — × 1/2. — Die Art wird an der deutschen Küste meist nur in diesem Zustand und Aussehen gefunden.

Fig. 11-12. *Ensis siliqua* (L.), frische Klappen. — Playa de Samil, Ria de Vigo, Nordwest-Spanien. 1981. (Zim, leg. Rolan). — × 1/2.

Fig. 13-15. *Ensis directus* (Conr.), lebend oder frischtot gesammelte Exemplare, fixiert. — Jademündung, März 1982 (Zim, leg. Dörjes). — × 2/3.



R. v. Cosel & J. Dörjes & U. Mühlenhardt-Siegel:
Die amerikanische Schwertmuschel *Ensis directus* (Conrad)
in der Deutschen Bucht.

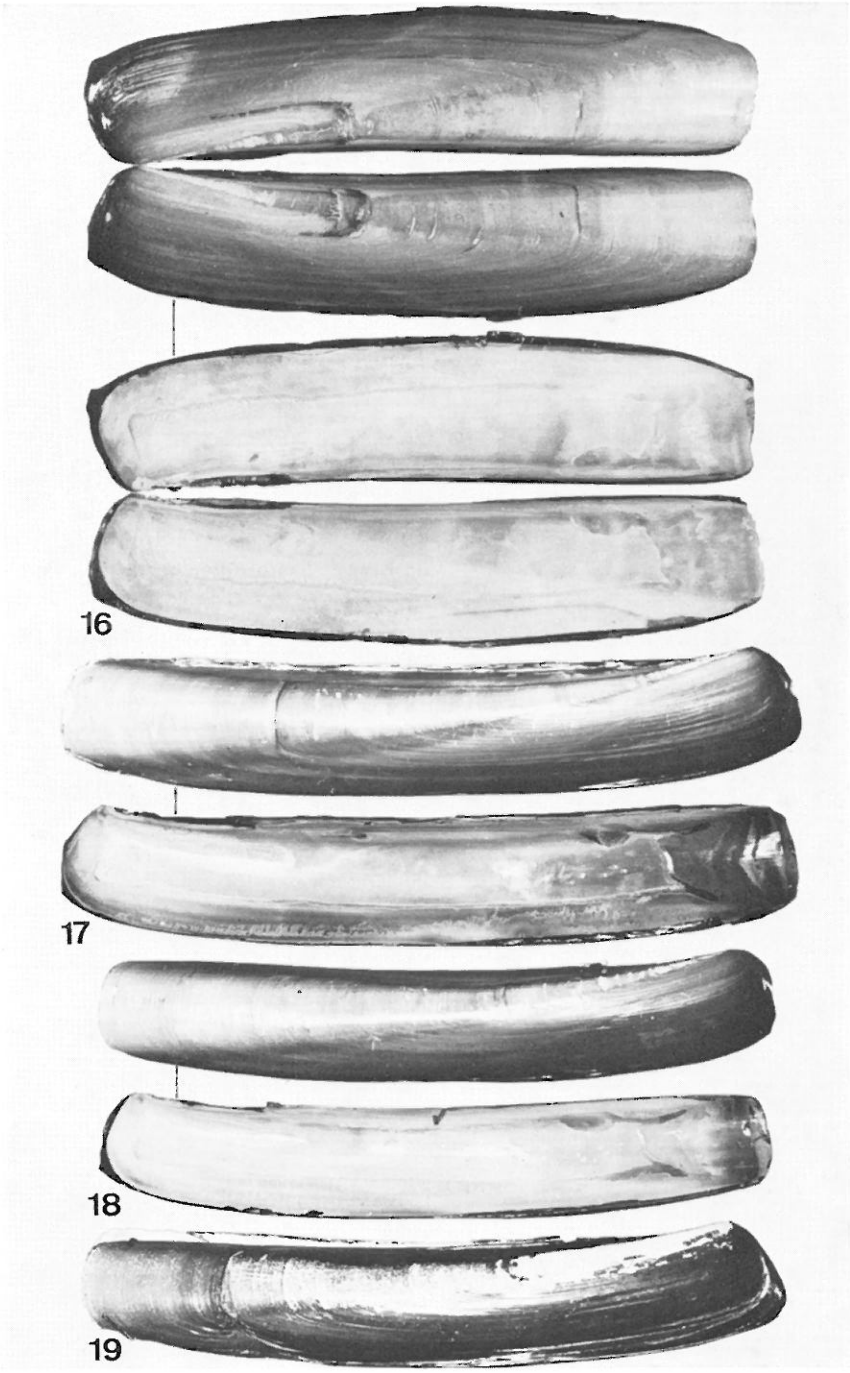
I. Zoogeographie und Taxonomie im Vergleich
mit den einheimischen Schwertmuschel-Arten.

Tafel 3.

Fig. 16. *Ensis directus* (CONR.), besonders breites Gehäuse. — Jademündung. März 1982 (ZIM, leg. DÖRJES). — × 2/3.

Fig. 17-18. *Ensis directus* (CONR.). — Hoher Weg, frischtot. März 1982 (ZIM, leg. DÖRJES). — × 2/3.

Fig. 19. *Ensis directus* (CONR.), frisches Leergehäuse. — Sylt, Weststrand zwischen List und Kampen. 25. 8. 82 (ZIM, leg. VON COSEL). — × 2/3.



R. v. Cosel & J. Dörjes & U. Mühlenhardt-Siegel:
Die amerikanische Schwertmuschel *Ensis directus* (Conrad)
in der Deutschen Bucht.

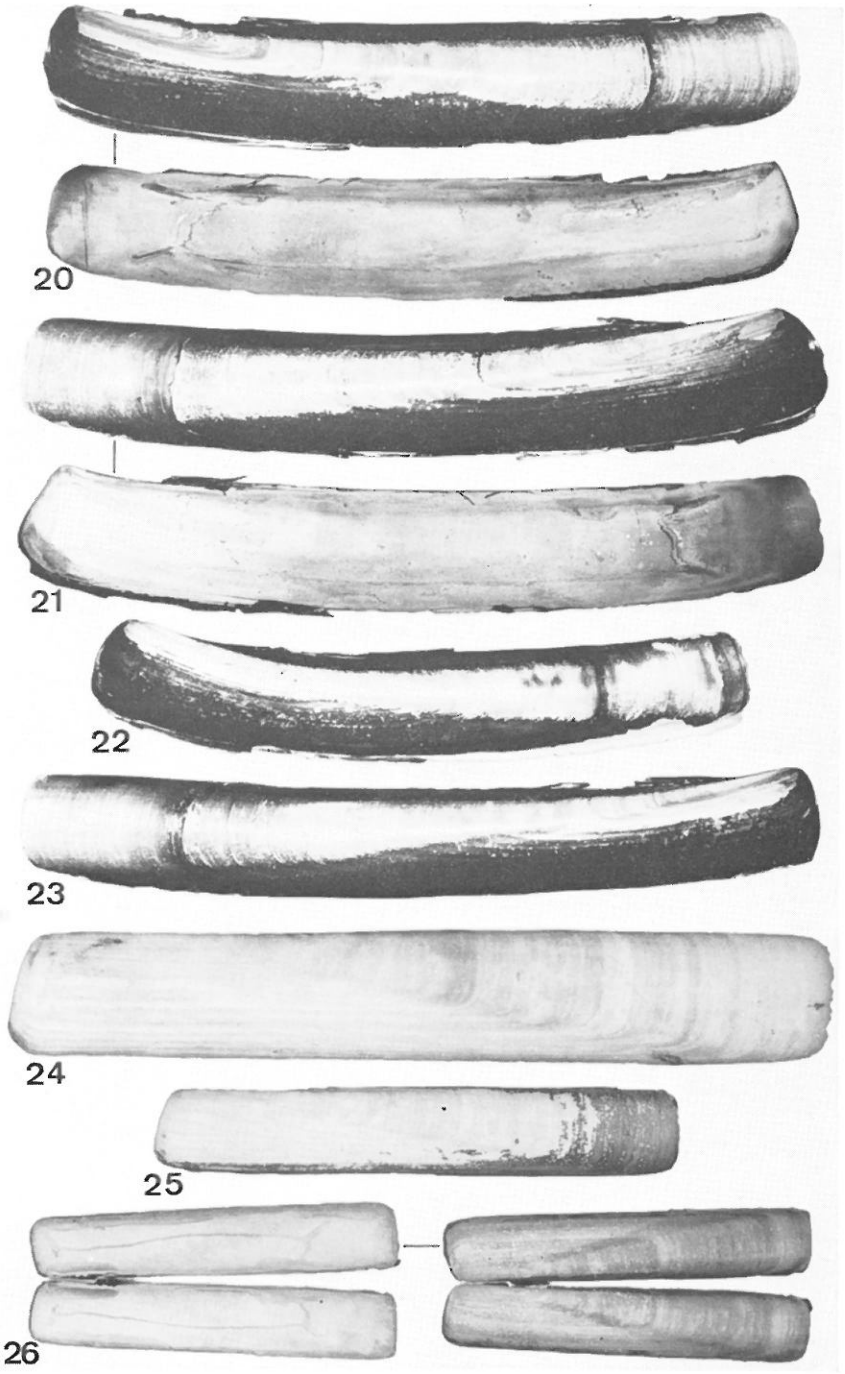
I. Zoogeographie und Taxonomie im Vergleich
mit den einheimischen Schwertmuschel-Arten.

Tafel 4.

Fig. 20-23. *Ensis directus* (CONR.), ca. 3-4 Monate „alte" Leergehäuse (vom Massensterben März-April 1982). — Sylt, Weststrand zwischen List und Kampen. 25. 8. 82 (ZIM, leg. VON COSEL). — × 2/3.

Fig. 24. *Solen marginatus* PULT. — Vila Real de Santo Antonio, Algarve, Portugal. August 1982 (ZIM, leg. VON COSEL). — × 2/3.

Fig. 25-26. *Solen marginatus* PULT. — Dinard, Bretagne, Frankreich. Februar 1982 (ZIM, leg. VON COSEL). — × 2/3.



R. v. Cosel & J. Dörjes & U. Mühlenhardt-Siegel:
Die amerikanische Schwertmuschel *Ensis directus* (Conrad)
in der Deutschen Bucht.

I. Zoogeographie und Taxonomie im Vergleich
mit den einheimischen Schwertmuschel-Arten.

Tafel 5.

Fig. 27-28. *Phaxas pellucidus* (PENN.). — England (ohne genauen Fundort) (ZIM, ex Altonaer Museum). — × 2.

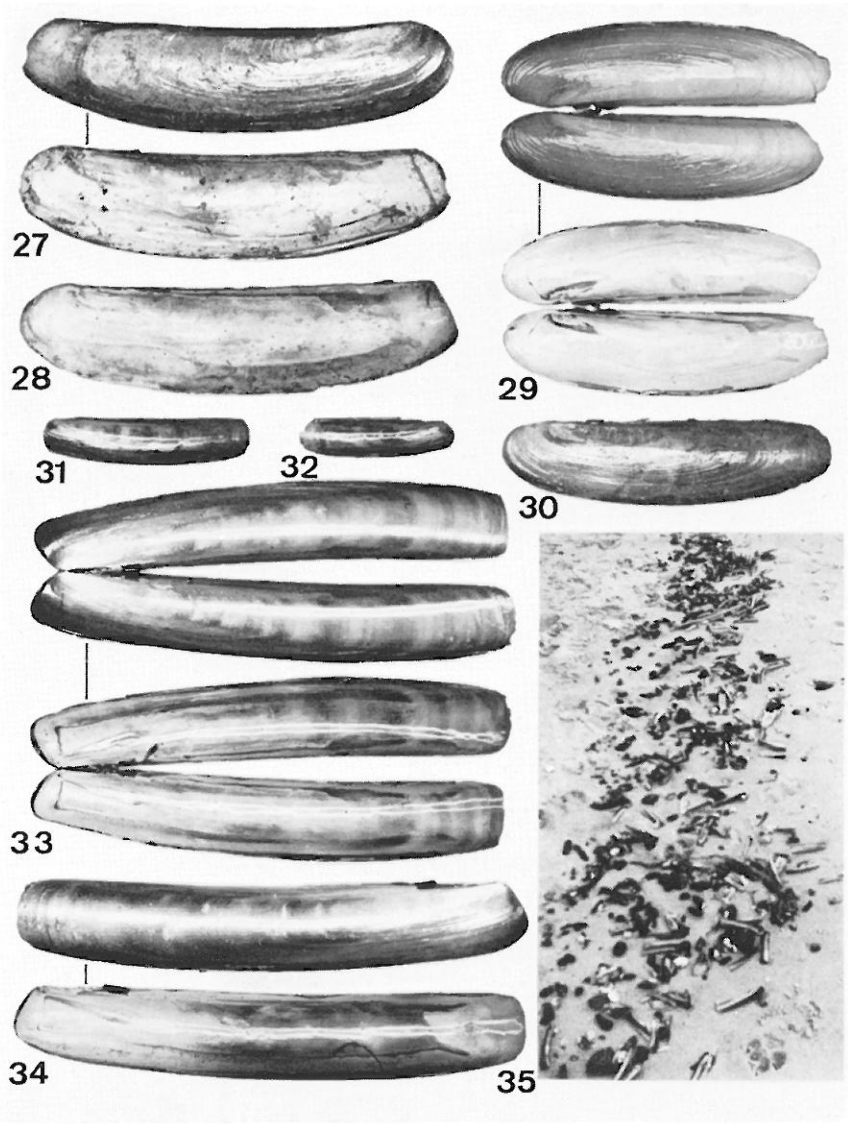
Fig. 29. *Phaxas pellucidus* (PENN.). — Seegebiet Feuerschiff „P 12" (DÖRJES). — × 2.

Fig. 30. *Phaxas pellucidus* (PENN.). — ohne Fundort (ZIM). — × 2.

Fig. 31-32. *Ensis directus* (CONR.) juv., Lebendexemplare, fixiert. — Nördlich „Elbe I". Juli 1982 (ZIM, leg. MÜHLENHARDT-SIEGEL). — × 2.

Fig. 33-34. *Ensis directus* (CONR.) juv., frische Leergehäuse. — Nördlich Feuerschiff „Elbe I". April 1981 (ZIM, leg. MÜHLENHARDT-SIEGEL). — × 2.

Fig. 35. Spülsaum mit *Ensis directus* (CONR.) am Roten Kliff bei Kampen/Sylt am 25. 1. 1981 (Foto: HEYDEL, Lübeck).



R. v. Cosel & J. Dörjes & U. Mühlenhardt-Siegel:
Die amerikanische Schwertmuschel *Ensis directus* (Conrad)
in der Deutschen Bucht.

I. Zoogeographie und Taxonomie im Vergleich
mit den einheimischen Schwertmuschel-Arten.