

# De Strandvlo

VLIZ vzw  
WANDELAARKAAI 7  
8400 OOSTENDE  
BELGIË

Verantwoordelijke uitgever: Francis Kerckhof, Muisartstraat 14, 8400 Oostende

Tijdschrift  
van **De Strandwerkgroep België**

Jaargang 40  
2020



Periodiek van **De Strandwerkgroep, vereniging voor mariene biologie**

**Voorzitter**

Jean Paul Vanderperren

**e-mail :**

[jeanpaul.vanderperren@telenet.be](mailto:jeanpaul.vanderperren@telenet.be)

Hoogstraat 137, 1980 Zemst

☎ 015/34.07.81 (thuis)

0472/94.14.48 (gsm)

**Secretaris**

Tom Ameye

Spaanse Lindebaan 175, 1850  
Grimbergen

☎ 0475/69.06.27

**e-mail :** [tom.ameye@skynet.be](mailto:tom.ameye@skynet.be)

**Penningmeester & ledenadministratie**

Floris Verhaeghe

Torhoutstraat 124, 8610 Kortemark

☎ 0479/89.01.09

**e-mail :** [plattekaas@hotmail.com](mailto:plattekaas@hotmail.com)

**Redactieraad - De Strandvlo**

Ingrid Jonckheere

St.-Idesbaldusstraat 20 bus 402, 8670  
Koksijde

☎ 058/52.19.46 (thuis)

050/81.37.68 (ouders)

0475/25.52.82 (gsm)

**e-mail :** [ijonckheere@hotmail.com](mailto:ijonckheere@hotmail.com)

Guido Rappé

Kapelstraat 3, 9910 Ursel

☎ 09/374.39.68

0485/91.81.93

**e-mail :** [guido.rappe@gmail.com](mailto:guido.rappe@gmail.com)

**Public Relations**

Aäron Fabrice

R. Buylestraat 11, 8670  
Oostduinkerke

☎ 0492/77.31.28

**e-mail :** [aaron.fabrice@gmail.com](mailto:aaron.fabrice@gmail.com)

**Bestuurslid**

Francis Kerckhof

Muscarstraat 14, 8400 Oostende

☎ 0473/95.30.59

**e-mail :** [fkcrckhof@naturalsciences.be](mailto:fkcrckhof@naturalsciences.be)

**Website:** [www.strandwerkgroep.be](http://www.strandwerkgroep.be) - **Vragen ?** [info@strandwerkgroep.be](mailto:info@strandwerkgroep.be)

**Facebook:** <https://www.facebook.com/Strandwerkgroep/>

**Strandvondsten:** [waarnemingen@strandwerkgroep.be](mailto:waarnemingen@strandwerkgroep.be)

**Webcontact:** Vlaams Instituut voor de Zee (VLIZ)

**Abonnementsprijs 2020**

Belgische leden: **17 Euro**. Buitenlandse leden: **20 Euro**.

Te storten op:

Rekeningnr.: BE14 9733 6721 7883

Bic: ARSPBE22

op naam van "De Strandwerkgroep" p/a Floris Verhaeghe (zie hoger)

❖ Foto cover: Oostduinkerke (foto: Aäron Fabrice)

## INHOUD

### Jaargang 40 nr. 4 (2020)

Inhoud, Woord vooraf,	109
Bestuursmededeling, Excursiekalender SWG 2021, Excursiekalender Nederlandse SWG 2020	110
Emmanuel Dumoulin & Ward Langerhaert	113
De brakwaterkorfschelp <i>Potamocorbula amurensis</i> (Schrenck, 1861) (Bivalvia, Myida, Corbulidae), een nieuwkomer in het Schelde-estuarium; of het begin van een lang verhaal.	

## WOORD VOORAF

Ze komen, de Russen... (maar niet zoals onze (groot)ouders dachten.)

Snel na het derde nummer valt nu al het vierde nummer van onze veertigste jaargang in uw brievenbus. 2020, het is een jaar om nooit te vergeten. Kort na onze jaarvergadering in februari moest de menselijke wereld hard aan de rem trekken. De ene na de andere activiteit werd afgelast. Een van de kleinste stukjes natuur, een virus, is daar voor verantwoordelijk. SARS-CoV-2 is de naam. Dat het zover is gekomen, hebben wij grotendeels aan onszelf te danken. Steeds dieper dringen we de natuur binnen, steeds verder dringen we de natuur terug, steeds nauwer komen we in contact met de levende wereld, steeds meer ziektekiemen springen van dier op mens over.

Net deze pandemie drukt er ons met de neus op: er is te weinig natuur. Door de overheid werd al één van de maatregelen in de strijd tegen covid-19 afgeraden om te reizen of niet-essentiële verplaatsingen te vermijden. Het resultaat hiervan was dat iedereen in de eigen omgeving wilde gaan wandelen, het liefst in een mooie omgeving. De schaarse bossen en natuurgebieden werden overspoeld door bezoekers, met lawaai en onrust als gevolg, met sluikparkeren op landelijke wegen, met extra zwerfvuil.

Door ons cosmopolitisch gedrag verspreiden we niet alleen ziektes, maar ongewild ook veel grotere organismen. Ze komen met steeds meer en ze blijven steeds vaker, de niet-inheemse soorten, de exoten, de 'aliens'. Soms zijn ze onschuldig, soms ontwrichten ze de inheemse levensgemeenschappen. Vooral aquatische milieus zijn hier gevoelig voor, ook omdat de bestrijding zo moeilijk, lees: vaak onmogelijk, is. Denk in ons biotoop aan de Amerikaanse zwaardschede of de Japanse oester.

Dit extra dikke nummer van de Strandvlo bevat slechts één artikel, over weer zo'n nieuwkomer. Niet geheel toevallig is het een brakwatersoort die zich in een estuarium goed thuis voelt. We zijn ze al wat gewoon, de Aziaten, de Amerikanen... nu komen de Russen.

Maar laten we het woord aan de twee auteurs, die hier echt een uitgepuurd werkstuk van gemaakt hebben, te fraai om in te snoeien. Proficiat. Aan u, lezer, veel moed bij deze boeiende lectuur.

Aan alle leden en hun familieleden, vrienden en sympathisanten: geïnspireerde feestdagen in uw sociale bubbel. Hou u aan de regels en we zien spoedig weer een normaal werkjaar tegemoet.

## Bestuursmededeling

### Jaarvergadering 2021

Het is nog volledig onzeker dat de beperkingen ten gevolge van de coronacrisis begin volgend jaar zullen opgeheven zijn.

Zeker een binnenactiviteit met een veertigtal mensen zoals onze jaarvergadering zal risicovol blijven zolang er geen vaccin ter beschikking is.

Daarom hebben we besloten de jaarvergadering uitzonderlijk uit te stellen tot in het najaar 2021.

Dit houdt ook in dat de bestuursverkiezing verschoven wordt naar het najaar. Het huidige bestuur zal zolang zijn taken voortzetten.

Het werkingsjaar 2020 wordt zoals gebruikelijk wel afgesloten in februari.

Het werkingsverslag 2020 en het financieel verslag zullen door de leden consulteerbaar zijn op verzoek.

We hopen op betere tijden en zullen jullie op de hoogte houden van zodra een nieuwe datum bekend is, evenals het onderwerp van spreekbeurten.

Ook zijn we steeds op zoek naar enthousiaste kandidaat bestuursleden, kandidaturen in te dienen bij de voorzitter.

**JP Vanderperren**

### Excursiekalender SWG – 2021

**Onder voorbehoud (in functie van de corona maatregelen).**

**Best even de website raadplegen voor de meest recente info over de activiteiten.**

- **Zondag 14 februari : Oostende Halve Maan**

Voor de eerste excursie van 2021 trekken we op zondag 14 februari naar Oostende Halve Maan, waar we naar leven op de strandhoofden kunnen zoeken.

Afspraak om **8h30** aan de Halvemaandijk (parking voor de vuurtoren). Het laag water valt rond 9h20 (-0.15 mTAW). Deze excursie organiseren we in samenwerking met Natuurpunt Middenkust.

- **Zondag 14 maart: Grote Schelpenteldag - Verschillende locaties langs de kust**

De Strandwerkgroep neemt ook dit jaar deel aan de vierde Grote Schelpenteldag.

De assistentie door experts zal worden verzorgd via een online 'scHelpDesk'.

Meer informatie volgt later.



anders is dan deze van het strand. Deze excursie gaat dit jaar door op zaterdag 11 september.

Afspraak om **10h** op het einde van Rederskaai (bij het havengebouwtje van de RBSC (Royal Belgian Sailing Club). Hans De Blauwe en Manu Dumoulin zullen er ons gidsen. Deze excursie organiseren we in samenwerking met Natuurpunt Knokke-Heist.

- **Zaterdag 23 oktober : Oostduinkerke St-André**

Op zaterdag 23 oktober 2021 organiseert de Strandwerkgroep een kruieexcursie in **Oostduinkerke** op het strand St-André. Bram Conings gaat er voor ons kruien. Afspraak om **9h** op het einde van de Scottlaan (tegenover boothotel "La Péniche", coördinaten 51° 7' 47" N, 2° 39' 23" O). Laagwater om 9h54 (+0.14 mTAW).

- **Zondag 7 november : Koksijde Ster der Zee**

Na een najaarsstorm kan het krioelen van de zeezevens op het strand. Hebben we dit jaar geluk? We zoeken het uit tijdens onze excursie naar **Koksijde Ster der Zee**.

Afspraak om **8h** op de Zeedijk ter hoogte van de Blanchardlaan. Het is laag water rond 8h56 (-0.11 mTAW).

- **Zaterdag 11 december : Eindejaarexcursie De Panne**

De laatste excursie van onze Strandwerkgroep gaat traditiegetrouw door in **De Panne**.

Afspraak: We spreken af om **12h** op het einde van de Dynastielaan. Het laag water komt er om 12h59 (+0.84 mTAW). Voor de lunch kunnen we onze picknick nuttigen in het bezoekerscentrum De Duinpanne.

## EXCURSIEPROGRAMMA STRANDWERKGROEP WATERWEG NOORD – 2021

Vanwege weer en vooral windsterkte en -richting en misschien nog corona is vooraanmelden bij Mick Otten noodzakelijk: 06-28964475 of [mjotten@kabelfoon.nl](mailto:mjotten@kabelfoon.nl).

**Zat. 16 jan.** SWG-excursie naar Kattendijke. We gaan stenen keren en de getijdenbakken bekijken. Aanvang: 9.45 uur. Verzamelen: Oude Zeedijk, Kattendijke (51°31'44.95"N - 3°57'25.14"O).

**Din. 2 feb.** SWG-excursie naar Westbout of Anna Friso. Welke plaats het wordt, hangt af van de windrichting. Omdat beiden plaatsen aan de monding van de Oosterschelde liggen, zijn er bij het stenen keren soms bijzondere of zeldzame soorten te vinden. Aanvang: 10:30 uur. Verzamelen: nog niet bekend.

# De brakwaterkorfschelp *Potamocorbula amurensis* (Schrenck, 1861) (Bivalvia, Myida, Corbulidae), een nieuwkomer in het Schelde-estuarium; of het begin van een lang verhaal.

**Emmanuel Dumoulin & Ward Langerlaert**

*We can never get out of the psyche. Whatever we say about something says something about us.* [James Hillman: City & Soul (2018: p. 78)]

## Inhoudstafel

Inleiding.....	113	Noten.....	141
Het schelpdier en haar biotoop in de Schelde..	120	Dankwoord.....	150
Een snelle kolonisor.....	133	Summary.....	151
Biologische impact.....	135	Literatuur.....	152
Slotbeschouwingen.....	141	Contact.....	172

## Inleiding

De aanvoer door mensen van soorten uit andere werelddelen in ons faunagebied is een “never ending story”. Enerzijds echter kunnen de “reservoirs” waaruit potentieel introduceerbare soorten geput worden al behoorlijk benut zijn, anderzijds kunnen er in de toekomst nog heel wat nieuwe donorgebieden (met andere soorten) aangesneden worden (Liebhold *et al.* 2017, Seebens *et al.* 2018). Uitwisseling van soorten gebeurt meestal tussen biota die voorkomen op ongeveer dezelfde breedtegraad (klimaatgordel) (Lessard *et al.* 2012), maar door de klimaatopwarming kan hier mogelijk verandering in komen. Soorten afkomstig uit warmere regio’s weten zich bij ons nu occasioneel al te vestigen nabij koelwateruitlaten van industriële installaties (van Nieulande *et al.* 2006, De Blauwe 2017). Om te overleven blijken zij echter vaak toch een zekere flexibiliteit ten opzichte van hun nieuwe milieu aan de dag te kunnen leggen: bijv. het doorstaan van koude winters en/of de vestiging ver weg van directe warmtebronnen. Of is dit het resultaat van een vorm van pre-adaptatie [1]?

In “historische” tijden [2] gebeurden introducties nog met mondjesmaat (Leppäkoski *et al.* 2002, Wolff 2005, Gollasch 2006). In deze moderne tijd met zijn meer dan ooit geglobaliseerde economie, grijpt het in versneld tempo en vergrote schaal plaats (Bright

1999, Strefaris *et al.* 2005, Wijnhoven *et al.* 2017). Eén van de grondoorzaken is ongetwijfeld de hypermobiliteit van vandaag. Of zoals Hulme (2009) het in de titel van een stuk als boutade weergeeft: *Trade, Transport and Trouble* [...]. Daarnaast zijn er de veelvuldige, en vanuit biologisch/ecologisch oogpunt misschien wat “onverantwoordelijke” en “roekeloze”, experimenten in de aquacultuur waarbij al dan niet doelbewust niet-inheemse soorten worden ingevoerd. Ook de huidige al vermelde klimaatopwarming en de voortdurende verstoringen (zowel fysisch als chemisch) van habitats dragen bij tot het succes van sommige geïntroduceerde soorten (McCabe & Gotelli 2000, Rahel & Olden 2008, Walther *et al.* 2009, Winder *et al.* 2011). We kennen dit intussen allemaal al genoegzaam en raken er stilaan aan gewend. Het lijkt daarenboven een blijkbaar niet te stuiten gang van zaken inherent aan ons socio-economisch samenlevingsmodel (Hulme 2009). Spreken over ingevoerde exoten dwingt telkens weer tot reflectie over menselijk handelen, zij zijn onlosmakelijk met elkaar verbonden. Niet voor niets leven we dan ook in het Antropoceen [3].

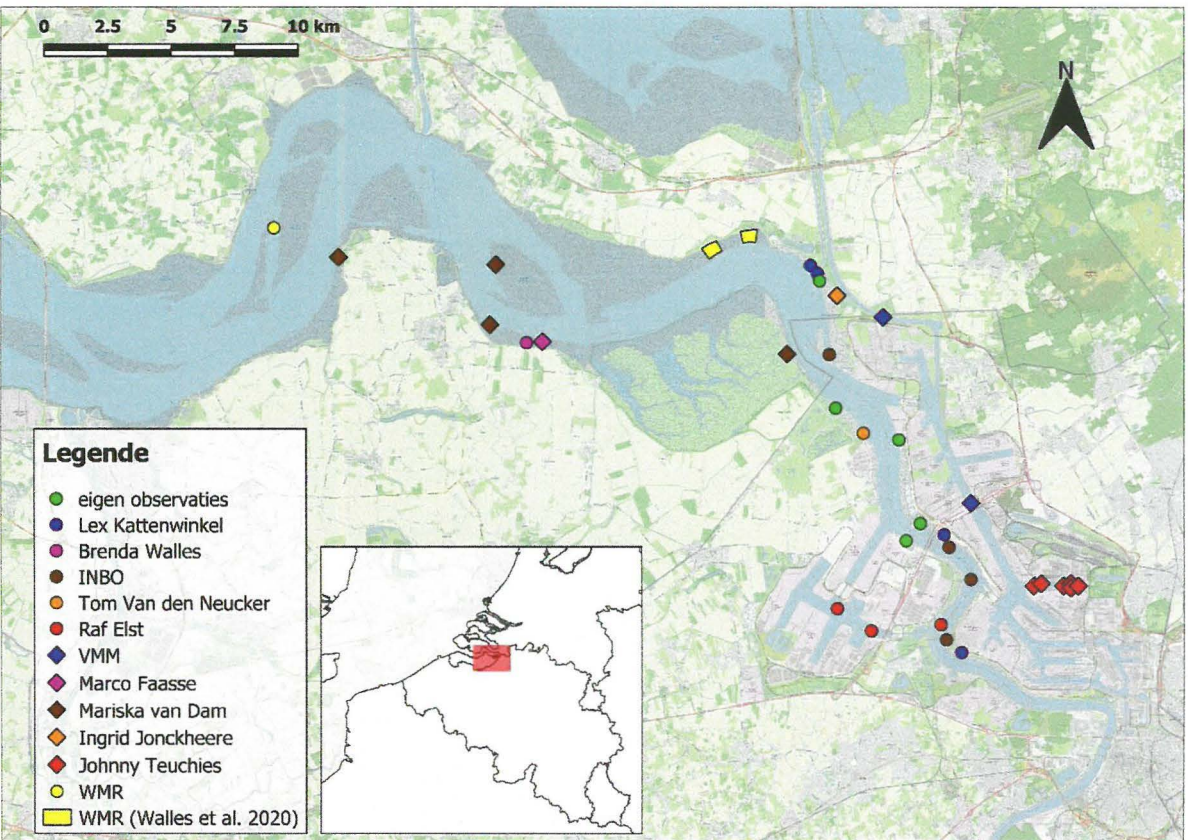
Overheden en instanties proberen controle te krijgen op de introductie van soorten (Panov *et al.* 2002, Kettunen *et al.* 2008). Het virtuele open access tijdschrift *Management of Biological Invasions* wil daarbij een wetenschappelijk platform bieden waar beheersmaatregelen tegen zogenaamde invasieve soorten (zie verder) gepubliceerd kunnen worden. Niettegenstaande uitgebreide administratieve ontwerpen van protocollen dienaangaande (Adriaens *et al.* 2015, Roy *et al.* 2018, 2020), is de concrete uitvoering van deze maatregelen vaak een haast onbegonnen zaak – in het bijzonder als het om aquatische organismen gaat (Schlaepfer *et al.* 2005) – en meestal ook geen al te grote (politieke) prioriteit; tenzij misschien als er economische rendabiliteit in het gedrang komt. In dat laatste geval krijgen planten of dieren dan het pejoratieve predicaat van “pestsoort”; waarbij echter nooit expliciet wordt gezegd dat wij zelf eigenlijk aan de oorsprong van het probleem liggen. Een ondraaglijke realiteit die aanzet tot het verdringen en vergeten van onze persoonlijke en maatschappelijke ecologische verantwoordelijkheid.

Begin 2018 werden door Lex Kattenwinkel op de rechteroever van het meest landinwaarts gelegen deel van de Westerschelde en de Beneden-Zeeschelde [4] talrijke exemplaren (ook levende) van de brakwaterkorfschelp *Potamocorbula amurensis* [5] aangetroffen (Kattenwinkel 2019) (fig. 1, tabel 1). Naast een nieuwkomer voor de plaatselijke fauna is dit terzelfdertijd ook de eerste melding voor het Europese continent. Het is een tweekleppige die van nature voorkomt in de noordwestelijke Pacific (warm tot koudgematigde Noordwest-Pacifische biogeografische regio). Zij leeft er in slibrijke bodems van estuariene milieus langs de kusten van China, Japan en Korea (Okutani 2000, Zhongyan 2004, Cohen 2011). Noordelijker, langs de kust van Oost-Rusland, is de soort ook aangetroffen in het estuarium van de Amur die uitmondt in de Golf van Sachalin (Zee van Ochotsk) (Kamenev & Nekrasov 2012). Op het zuidelijke deel van het eiland Sachalin en verder noordwaarts, in de Golf van Sjelichov aan de westkust van Kamtsjatka

is zij als fossiel bekend (GBIF.org 29 November 2019) (fig. 2). In 1986 werd de brakwaterkorfschelp voor het eerst vastgesteld in het San Francisco-estuarium (westkust van de VS) [6] waar zij na haar introductie in snel tempo grote delen van het baaien-complex en stroomgebied heeft gekoloniseerd (Carlton *et al.* 1990, Thompson *et al.* 2008).

Aanvullend op de eerste data van Lex Kattenwinkel geven wij in deze bijdrage bijkomende vindplaatsen en veldobservaties over de soort en bieden wij een algemeen overzicht van de eerste ons bekende waarnemingen van de brakwaterkorfschelp in de Schelde. Uit bodemstalen van de Vlaamse Milieumaatschappij (VMM), het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek (INBO) en de Universiteit Antwerpen (UA Departement Biologie) uit de Beneden-Zeeschelde bleek tevens dat de soort er aanvankelijk onopgemerkt in vertegenwoordigd was. Ook bijkomende gedetailleerde data van een recent onderzoek van Wageningen Marine Research (WMR, Yerseke) vervolledigen hier het in kaart brengen van de beginfase van de kolonisering in het uiterste oostelijk deel van de Westerschelde. Nieuwe vondsten zullen dit plaatje verder aanvullen; hetzij door wetenschappelijke bemonsteringscampagnes of bij wijze van de meldingsplatformen “waarnemingen.be” en “waarneming.nl”.

De graad van biodiversiteit geldt over het algemeen als maatstaf voor een florerende natuur. De massale komst en definitieve vestiging van exoten geeft er tegenwoordig echter een wat dubbelzinnig trekje aan. Lokaal is er door de invoer van soorten vaak een stijging van biodiversiteit, terwijl er op mondiaal vlak soorten verdwijnen en/of we steeds meer dezelfde soorten kunnen tegenkomen. Vanuit metaperspectief beschouwd is dit een erosie of verschromping van biodiversiteit en een kosmopolitisering van (opportunistische) soorten (Soulé 1990, Rozenzweig 2001, Sax & Gaines 2003). Daarnaast tonen paleo-ecologische data aan dat faunavermenging niet per se tot degradatie van biodiversiteit moet leiden (Briggs 2007, 2014). Hiermee wil niet gezegd zijn dat de invoer van niet-inheemse soorten zomaar ongebreideld zijn gang mag gaan. Het tij is echter niet te keren, en ook de verre toekomst – de evolutionaire impact – is reeds sterk gehypothekerd (Mooney & Cleland 2001). Op zo’n lange termijn denken en voorspellen lukt ons niet, maar laat ons hopen dat een “*élan vital*” het haalt van degradatie en extinctie en er in het grote geheel ook voor ons nog een zinvol plekje is weggelegd. Of creëert de huidige vermenging van fauna’s condities voor evolutionaire diversificatie (Vellend *et al.* 2007); en mag dat al luidop gezegd worden? Maar uiteraard wordt de integriteit en de conditie van een ecosysteem niet louter bepaald door de biodiversiteit (Lackey 2001). Dit geldt in het bijzonder voor de zeldzamere estuariene brakwatermilieus, waar een uniek gamma aan variabele abiotische factoren er de levensruimte bepalen voor een beperkt aantal gespecialiseerde soorten. Heel toepasselijk wijzen Haila & Kouki (1994) alsook Gotelli & Colwell (2001) erop dat met het begrip biodiversiteit omzichtig en meer genuanceerd moet worden omgesprongen waarbij de idiosyncrasie van ecosystemen/milieus onderkend wordt en een gesimplificeerde, algemene, aan af te meten standaard niet de regel kan zijn.



**Figuur 1.** Verspreiding van de brakwaterkorfscelp in de Schelde op basis van data uit de periode 31/03/2018 – 18/10/2019.

Nr.	Locatie	Land	Latitude	Longitude	Datum	Levend	Lege kleppen	Bron
1	Lillo (t.h.v. Zeescheldedijk)	BE	51.2986	4.3045	vanaf 31/03/2018	enkele 10-tallen	M	Lex Kattenwinkel
2	Oud Fort Sint-Filips	BE	51.2572	4.3141	vanaf 31/03/2018	enkele 10-tallen	M	Lex Kattenwinkel
3	Baalhoek	NL	51.3661	4.0695	11/09/2018	1	0	Brenda Walles
4	Schelde (t.h.v. Van Cauwelaertsluis)	BE	51.2829	4.3195	25/09/2018	2	0	INBO
5	Paardenschoor	BE	51.3343	4.2591	15/01/2019	0	A	Tom Van den Neucker
6	Bath (spuisluis)	NL	51.3933	4.2292	vanaf 02/2019	4	A	Lex Kattenwinkel
7	Bath (spuisluis)	NL	51.3905	4.2333	vanaf 02/2019	4	A	Lex Kattenwinkel
8	Schelde (t.h.v. Oud Fort De Perel)	BE	51.2670	4.3026	25/02/2019	20	0	Raf Elst
9	Waaslandkanaal	BE	51.2648	4.2633	25/02/2019	1	0	Raf Elst
10	Waaslandkanaal	BE	51.2726	4.2442	25/02/2019	1	0	Raf Elst
11	Schelde-Rijnkanaal	BE	51.3751	4.2703	26/02/2019	110	E	VMM
12	Kanaaldok B2	BE	51.3097	4.3196	26/02/2019	5	0	VMM
13	Baalhoek	NL	51.3665	4.0784	01/03/2019	0	E	Marco Faasse
14	Baalhoek	NL	51.3724	4.0489	vanaf 22/03/2019	>10	0	Mariska van Dam
15	Rilland (t.h.v. Golfclub Reymerswael)	NL	51.3827	4.2443	07/04/2019	0	E	Ingrid Jonckheere
16	Knuitershoek	NL	51.3961	3.9636	04/07/2019	2	0	Mariska van Dam
17	Bath (spuisluis)	NL	51.3878	4.2346	06/07/2019	1	A	eigen observatie
<b>Legende aantal lege kleppen:</b> E (enkele) = 1-10; A (algemeen) = 11-100; M (massaal) = >100; ? = onbekend								

**Tabel I.** Overzicht van de waarnemingen van de brakwaterkorfschelp in de Schelde uit de periode 31/03/2018 – 18/10/2019.

Nr.	Locatie	Land	Latitude	Longitude	Datum	Levend	Lege kleppen	Bron
18	Fort Liefkenshoek	BE	51.2965	4.2831	21/08/2019	5	M	eigen observatie
19	Oude Doel (Prosperhaven)	BE	51.3430	4.2435	21/08/2019	1	E	eigen observatie
20	Hoedekenskerke	NL	51.4064	3.9272	28/08/2019	>100	?	WMR
21	Galgeschoor	BE	51.3320	4.2792	31/08/2019	6-7/dm <sup>2</sup>	A	eigen observatie
22	Fort Lillo (Potpolder)	BE	51.3025	4.2912	31/08/2019	0	E	eigen observatie
23	Bath	NL	Walles <i>et al.</i> , 2020: 36		09/2019	0-382/m <sup>2</sup>	?	WMR
24	Groot Buitenschoor	BE	51.3619	4.2400	02/09/2019	6	0	INBO
25	Oud Fort Sint-Filips	BE	51.2617	4.3056	12/09/2019	14	0	INBO
26	Verdronken Land van Saeftinghe	NL	51.3621	4.2161	16/09/2019	>20	0	Mariska van Dam
27	Lillo (t.h.v. Twaalf Sluizen)	BE	51.2942	4.3072	30/09/2019	minstens 4	?	INBO
28	Walsoorden	NL	51.3935	4.0522	01/10/2019	1	0	Mariska van Dam
29	Churchilldok	BE	51.2806	4.3550	18/10/2019	4	0	Johnny Teuchies
30	Churchilldok	BE	51.2814	4.3591	18/10/2019			
31	Churchilldok	BE	51.2806	4.3716	18/10/2019	10	0	Johnny Teuchies
32	Churchilldok	BE	51.2814	4.3758	18/10/2019			
33	Churchilldok	BE	51.2799	4.3758	18/10/2019	8	0	Johnny Teuchies
34	Churchilldok	BE	51.2806	4.3800	18/10/2019			

**Legende aantal lege kleppen:** E (enkele) = 1-10; A (algemeen) = 11-100; M (massaal) = >100; ? = onbekend

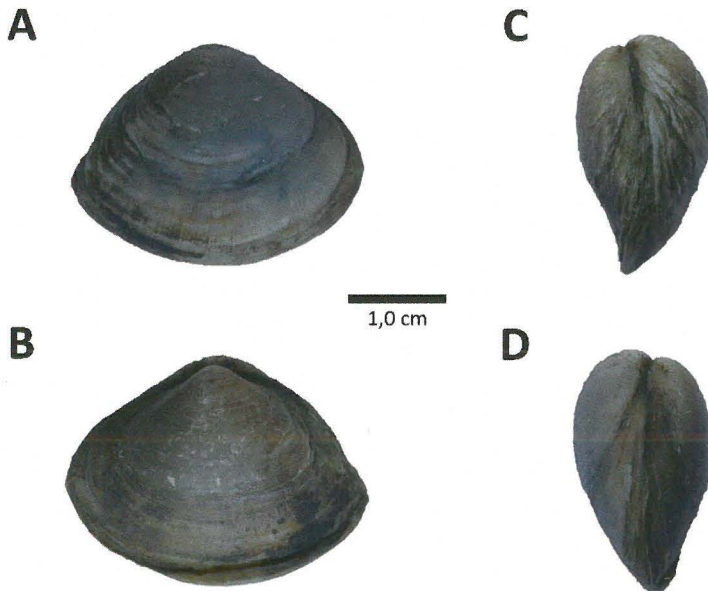
**Tabel I (vervolg).** Overzicht van de waarnemingen van de brakwaterkorschelp in de Schelde uit de periode 31/03/2018 – 18/10/2019.



**Figuur 2.** Mondiale verspreiding van de brakwaterkorfschelp. De vierkantjes komen niet overeen met bepaalde kilometerhokken. Bron: GBIF.org (29 November 2019).

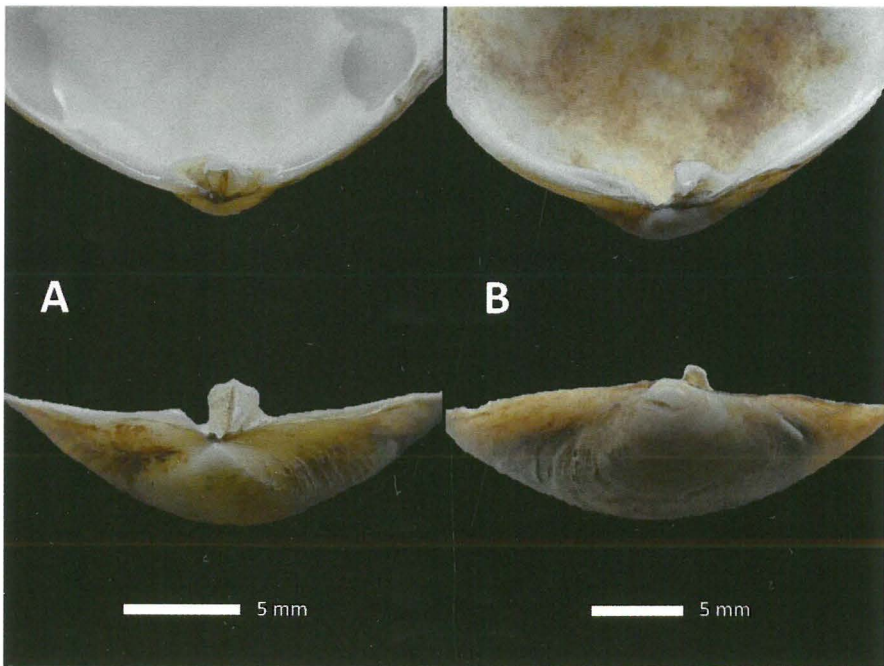
## Het schelpdier en haar biotoop in de Schelde

De schelp van de brakwaterkorfschelp is stevig, ovaal tot driehoekig van vorm en heeft twee ongelijke kleppen. Volgroeide exemplaren meten ca. H 18,0 mm; L 27,5 mm; B 12,0 mm (Zhongyan 2004). De rechterklep is groter dan de linkerklep waardoor er een zgn. overbeet ontstaat. De kleppen hebben aan de buitenzijde een witgele kleur met vaak lichtgrijs tot blauwachtige vlekken. De schelp wordt bedekt door een dik, bruingeel periostracum. Adulte kleppen hebben tevens een oppervlakkige radiale sculptuur en volgroeide schelpen hebben een ietwat golvende vorm. De linkerklep heeft een lichte kiel die van de top schuin naar achter loopt tot aan de overgang tussen achter- en onderrand (fig. 3). De binnenzijde is wit en de mantellijn heeft een kleine sinus. De umbo is glad en



**Figuur 3.** Schelp van de brakwaterkorfschelp. Levend exemplaar van Fort Liefkenshoek (21/08/2019). **A.** Zij aanzicht rechter klep. **B.** Zij aanzicht linker klep met zichtbare overbeet. **C.** Vooraanzicht. **D.** Achteraanzicht.

ligt iets meer naar voren (Carlton *et al.* 1990, Okutani 2000, Coan 2002, Zhongyan 2004, Kattenwinkel 2019, Global Invasive Species Database 2020). Slot desmodont, met een smalle scharnierplaat. De rechterklep heeft een stevige, driehoekige cardinale tand met daarachter een diepe insnijding. De linkerklep heeft een opvallende, uitstekende chondrofoor met daarvoor een uitholling (Coan 2002, Kattenwinkel 2019) (fig. 4). Van een aantal genera uit de familie Corbulidae is bekend dat zij in hun kalkstructuur extra laagjes conchioline (een periostracumachtige substantie) intercaleren die o.a. dienen als bescherming tegen predatie door tepelhorens (het doorboren van de schelp) of schelpkrakende (durofagie) predatoren (Kardon 1998) [7].



**Figuur 4.** Close-up in zij aanzicht en bovenaanzicht van het slot van de brakwaterkorschelp (beide kleppen zijn niet van hetzelfde individu). **A.** Slot van de linkerklep met duidelijk uitstekende chondrofoor. **B.** Slot van de rechterklep met stevige cardinale tand.

Voor alle vindplaatsgegevens en andere details over het door ons verzamelde materiaal en over de ter beschikking gestelde data van anderen verwijzen we naar tabel 1 en het kaartje met de ruimtelijke verspreiding (fig. 1). De brakwaterkorschelp werd zowel in het getijdengebied op de slikplaten (fig. 5-7), subtidaal alsook binnendijks langs de Zeeschelde vastgesteld. Te Liefkenshoek troffen wij zelfs twee levende dieren aan tussen



**Figuur 5.** Uitzicht over het slik bij Fort Liefkenshoek. Rechts in beeld de blootgespoelde turfbank en verspreide losse basaltstenen aan de dijkvoet (21/08/2019).



**Figuur 6.** Vindplaats van de brakwaterkorschelp bij Oude Doel (Prosperhaven) (21/08/2019).



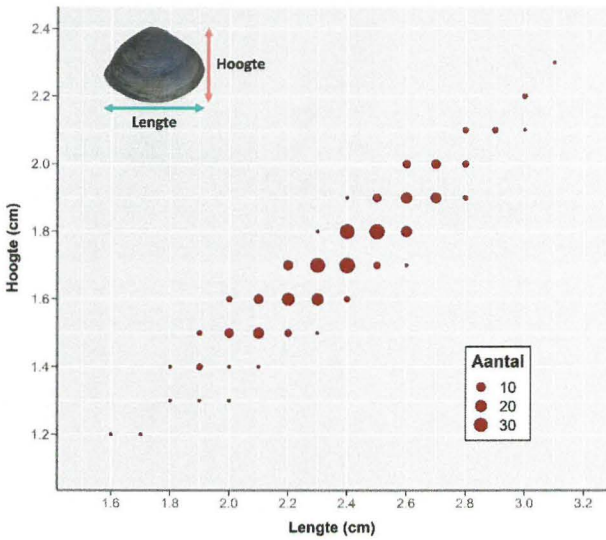
**Figuur 7.** Drooggevallen slikplaat bij het Galgeschoor (31/08/2019).



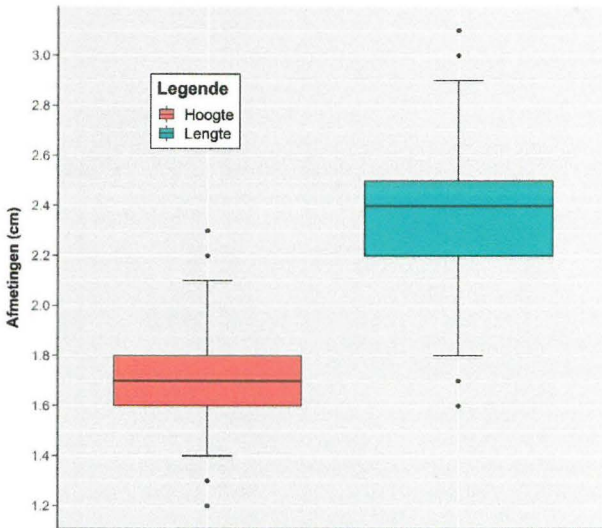
**Figuur 8.** Levend schelpdier *in situ* tussen basaltstenen aan de dijkvoet te Fort Liefkenshoek (21/08/2019).

basaltblokken aan de voet van de Scheldedijk (fig. 8). Walles *et al.* (2020) troffen haar aan op/in kale klei- en turfbanken. Het lijkt erop dat de soort flexibel kan omgaan met de ruime schakeringen in een bepaald type habitat waarin zij bij ons vertoeft. Maar ongetwijfeld zitten we hier nog in de initiële “boom-fase” van de introductie en is het voor *P. amurensis* nog aftasten om haar specifieke niche te kunnen realiseren.

Om enig zicht te krijgen op de grootte-verdeling van de aangetroffen schelpen maten we een staal van 362 rechterkleppen die wij willekeurig op het slik te Liefkenshoek (locatie 18, fig. 5) opraapten. Lengte en hoogte (zoals aangeduid op de afbeelding linksboven in fig. 9) werden gemeten en statistisch verwerkt. De lengtes variëren van 1,6 tot 3,1 cm en de hoogtes van 1,2 tot 2,3 cm. De gemiddelde lengte is 2,38 cm en de gemiddelde hoogte 1,73 cm. Figuur 9 toont een spreidingsdiagram (scatter plot) van de metingen waar lengte en hoogte zijn uitgezet t.o.v. elkaar. Figuur 10 toont twee boxplots, één voor de hoogte en één voor de lengte. Deze zijn een vereenvoudigde voorstelling van de verdeling van de metingen. De centrale streep in het gekleurde kadertje (box) geeft de mediaan aan (hoogte 1,7 cm; lengte 2,4 cm), de onderste rand ervan het eerste kwartiel (hoogte 1,6 cm; lengte 2,2 cm) en de bovenste rand het derde kwartiel (hoogte 1,8 cm; lengte 2,5 cm). Een kwart (25 %) van de metingen liggen onder het eerste kwartiel, de helft (50 %) onder de mediaan en 75 % onder het derde kwartiel. Berekeningen en figuren werden gemaakt met R in RStudio (R Core Team 2019, RStudio Team 2019). Deze meetgegevens zijn wat ze zijn; een leeftijd koppelen aan de grootte exemplaren is een hachelijke zaak. We kennen de groeisnelheid van de soort niet en weten ook niet welke rol plaatselijke milieufactoren hierin spelen (Kristensen 1957). De groeilijnen op de schelp zijn bovendien helemaal niet zo duidelijk – een beetje zoals bij de halfgeknotte strandschelp *Spisula subtruncata* – en zijn bij weekdieren in het algemeen vaak ook geen al te betrouwbare indicator voor de ouderdomsbepaling omdat tussentijdse groeionderbrekingen soms verkeerd geïnterpreteerd kunnen worden (Orton 1926). Door de uiterst zachte winters van de voorbije jaren zijn de klassieke zgn. winterringen die een jaarlijkse onderbreking van de groei aanduiden mogelijk niet meer zo relevant omdat er misschien ook tijdens de wintermaanden een doorgroei van de schelp is. Een subtiele betekenis-wijziging van schelpkenmerken als gevolg van klimaatopwarming (?). Wij schatten de leeftijd van de grootste specimens op minimum 2 tot maximum 3 à 4 jaar. Hieruit het jaartal van introductie afleiden is helemaal geen evidentie omdat veligerlarven, spatval en hele juveniele stadia van nieuwkomers doorgaans niet direct opgemerkt worden.



**Figuur 9.** Spreidingsdiagram van de metingen van lengte en hoogte van rechterkleppen (n = 362).



**Figuur 10.** Boxplots van de metingen van lengte en hoogte van rechterkleppen (n = 362).



**Figuur 11.** Talrijke losse kleppen van de brakwaterkorschelp gevonden op het drooggevallen slik bij Fort Liefkenshoek (21/08/2019). Het betreft hoofdzakelijk rechterkleppen.

Ploegend op het slik te Liefkenshoek (locatie 18, fig. 5) werden door vier excursiegangers (Alfred Anthierens, Franky Bauwens en beide auteurs) tezamen 518 kleppen van de brakwaterkorschelp verzameld (fig. 11). De schelpen lagen wijd verspreid op het slik. Accumulaties van dood materiaal in schelpenbanken (zgn. thanatocoenoses) komen in de getijdenzone van dit gedeelte van de Schelde ook niet voor. In het substraat levende mollusken blijven er hier – gezien de aard van het sediment, de hydrografie en de levenswijze van de dieren – na hun dood doorgaans gemakkelijker in vastzitten. Na telling van de exemplaren bleek dat het overgrote deel uit rechterkleppen bestond (506 ex. = 98 %) en slechts enkele linkerkleppen (12 ex. = 2 %). Op zijn minst opvallend toch. Het onevenredig aanspoelen van linker- en rechterschelpkleppen is in het verleden al uitvoerig bestudeerd; hoofdzakelijk aan kustgebonden zandstranden met een sterke branding en/of in een laboratoriumsetting waar de sorteringsmechanismen zeer uitgesproken zijn (Richter 1922, Martin-Kaye 1951, Menard & Boucot 1951). Over hoe dit fenomeen zich diep in estuaria, met een geheel andere hydrodynamiek, andere soorten enzovoort, afspeelt hebben wij geen data beschikbaar. Wellicht is er in de context van getijdenrivieren, voor zover wij weten, minder onderzoek naar gedaan. Het verschijnsel

zegt in eerste instantie iets over de mechanische interactie tussen waterstromingen, hydrologie, sedimentologie, topografie van de omgeving, morfologie en geometrie van de schelp, mortaliteitsgraad en spreiding van een populatie (bijv. georkestreerd door zuurstofdeficiëntie; Shimoyama & Hamano 1990) alsook afstand tot de bron van lege schelpen. Vooral bij de interpretatie van schelpaccumulaties in geologische afzettingen kan het, na vergelijking met gelijkaardige actuele verschijnselen, aanwijzingen over het paleomilieu en de *post mortem* transportatie van schelpen aan het licht brengen (Boucot 1953, Boucot *et al.* 1958, Chattopadhyay *et al.* 2013). Naast de natuurlijke fysische werking van het estuarium zijn er ook antropogene activiteiten die een uitwerking op het “aanspoelingsgedrag” kunnen hebben. In de omgeving van Liefkenshoek stelden wij vast dat er langs de linkeroever intensief gebaggerd wordt. Dit veroorzaakt ingrijpende omwoeling van de bodem en zorgt ervoor dat organismen worden losgespoeld en de kleppen van dode schelpen sneller van elkaar kunnen loskomen en daardoor misschien gemakkelijker aanspoelen. M.a.w. een grondige verstoring van de “*coexistence index of left and right valves*” (Shimoyama & Fujisaka 1992) voor *P. amurensis*. Ook de deining en golfslag door de scheepvaart teweeggebracht, speelt mogelijk een rol. Welke samenloop van parameters hier precies de uitkomst van het aanspoelmechanisme bepalen, blijft echter een open vraag. Staalnames op vele kilometers oppervlakte zouden nodig zijn om er zinvolle conclusies te kunnen uit trekken (Shimoyama & Fujisaka 1992).

Al het hier besproken *Potamocorbula*-materiaal is voornamelijk afkomstig uit de mesohaliene en slechts twee data uit de erop aansluitende polyhaliene saliniteitszone van het Schelde-estuarium. Eerstvermelde is de omgeving waar de overwegend zoute met de overwegend zoete watermassa in vrij evenredige mate met elkaar vermengd worden tot brakwater [8]. Vooral het gebied van de Beneden-Zeeschelde is, al naar gelang het waterdebiet, daarbij onderhevig aan sterke saliniteitschommelingen wat zich manifesteert in plaatselijk zeer geschakeerde saliniteitgradiënten (Maris *et al.* 2014: p. 48-51). Het is de vraag in hoeverre de brakwaterkorfschelp zich ook gaat vestigen, of al gevestigd is, in het meer zeewaartse gedeelte van de polyhaliene zone en/of de meer stroomopwaarts gelegen oligohaliene zone. Interessant is daarenboven de vaststelling van de soort in het Schelde-Rijnkanaal en het aanpalende Kanaaldok B2 en Churchilldok (locaties 11-12 en 29-34) alsook in het Waaslandkanaal (locaties 9-10). Het zijn binnendijkse vindplaatsen met een ander hydrografisch en hydrologisch regime dan de nabijgelegen Zeeschelde: zij zijn niet blootgesteld aan de getijdenwerking en de saliniteit van het milieu is er wellicht ook verschillend. In haar regio van herkomst handhaaft *Potamocorbula* zich eveneens binnendijks nadat kleine baaien er ten behoeve van landwinning door een dijk werden afgesloten. In publicaties hierover is het echter niet altijd duidelijk of het telkens om *P. amurensis* en/of haar zustersoort *P. laevis* gaat (Sato & Azuma 2002, Sato & Koh 2004, Sato 2006, Ryu *et al.* 2011). Zal de soort zich bij ons in dit biotoop verder ten volle verbreiden, of wordt haar expansie hier enigszins afgeremd door een mate van niche-overlap met de brakwaterstrandschelp *Rangia cuneata* zoals in de locaties 11-12 en 29-34 waar zij sympatrisch voorkomen (data VMM en UA)?

In de Beneden-Zeeschelde wordt tevens een significante toename van gesuspendeerd sediment (SPM – Suspended Particulate Matter) vastgesteld waardoor het water er geheel ondoorzichtig is. Men spreekt dan vaak van “troebelingszone” of “turbiditeitszone” (Postma & Kalle 1955, De Pauw 1975: p. 78-79, Baeyens *et al.* 1998, Herman & Heip 1999). Hydrografische parameters die de SPM-concentraties bepalen, zijn de getijdenwerking, het regime van de rivier-bovenafvoer en de seizoenale schommelingen die in deze beide optreden (Vandenbruwaene *et al.* 2016). Daarbij zorgt ook het proces van deflocculatie voor een toename van SPM. In zeewater hebben klei- en andere mineralen en organisch afbraakmateriaal de neiging om samen te kleven (flocculatie) maar bij verlaging van het zoutgehalte in het milieu vallen ze gemakkelijker weer uiteen (Eisma 1986). Verder resuspenderen de continue baggeractiviteiten die er plaatsgrijpen en het hoger in de rivier storten van baggerspecie ook in overvloedige mate heel wat sediment en detritus (Nichols *et al.* 1990). De mesohaliene zone is eveneens het gedeelte van het estuarium waar massale planktonsterfte optreedt van zowel mariene- als zoetwater-soorten. In hoeverre dit bijdraagt aan de vertroebeling van de watermassa is ons niet bekend.

Het bodemsediment in de Beneden-Zeeschelde bevat, mede omwille van de hierboven al vermelde hydrodynamische omstandigheden, een hoog percentage aan fijn materiaal: fijn zand, slib en op vele plaatsen nabij de bodem zelfs een vloeibare, beweeglijke sliblaag (zie verder) (Baeyens *et al.* 1998, Meire *et al.* 2005) [9]. Hertweck (1994) geeft de typische abiotische en enkele micro-biotische kenmerken van een beschutte kustnabije slikplaat. Sedimentologisch bestaat het hoog intertidaal er vnl. uit slik, het midden intertidaal uit een mengeling van slik en fijn zand en het laag intertidaal voornamelijk uit fijn zand. Dit beeld wijzigt zich echter grondig ver stroomopwaarts in het estuarium. Op de plaatsen die wij bezochten stelden we volgende substraattypes vast:

**Bath (spuisluis)** – locatie 17

Week slib op het hoog tot middelhoog slik. Fijn, slibhoudend zand op het laag slik.

**Fort Lillo (Potpolder)** – locatie 22

Week slib op het hoog slik. Fijn, slibhoudend zand op het middelhoog tot laag slik. Dagzomende, gecompacteerd klei (zgn. kale klei) op het laag slik.

**Fort Liefkenshoek** – locatie 18; **Oude Doel** – locatie 19; **Galg schoor** – locatie 21

Week slib op het hoog en zeer week slib op het laag slik. Te Fort Liefkenshoek plaatselijk ook een dagzomende turfbank (fig. 5).

Onderzoeken tonen aan dat in de Beneden-Zeeschelde het areaal aan laag slik krimpt en ook de oppervlakte aan platte, horizontale bodem in het laag subtidaal is afgenomen. Ook de helling in de overgangszone van intertidaal naar subtidaal is op diverse plaatsen veel steiler geworden en zijn er door erosie soms Holocene turf- en/of kleilagen bloot komen te liggen (Van Braeckel *et al.* 2019). Ongetwijfeld zullen de verdieping van de vaargeul

voor de scheepvaart (die na de aanleg van het Deurganckdok op de linker- en de Europa terminal op de rechteroever aanzienlijk in tonnage toenam), de intensivering van de baggeractiviteiten om de gewenste diepgang op peil te houden (uitruiming) en het lokaal storten van baggerspecie daar een grote oorzaak van zijn. De natuurlijke hydrodynamiek en sedimentatieprocessen worden door deze ingrepen sterk beïnvloed en leiden tot modificatie van bestaande, historische habitats (Levy *et al.* 2018). Uitdieping van de rivier (en ook andere menselijke tussenkomsten) gekoppeld aan verminderde rivierafvoer (en toekomstige zeespiegelstijging) door klimaatopwarming zal maken dat zeewater verder stroomopwaarts doordringt en gaat leiden tot een zgn. marinisering van het estuarium. De impact daarvan, en van de toenemende temperatuur van het oppervlaktewater, op het ecosysteem zal niet min zijn en is nu al volop aan de gang (David *et al.* 2007, Chaalali *et al.* 2013). Dit is voor het Scheldebekken echter niet nieuw, want in geologische tijden gedurende zeetransgressiefasen in bijvoorbeeld het Holoceen en het Jong-Pleistoceen (Eemiaan) greep zo'n proces, vrij van disproportionele menselijke invloeden, ooit al plaats (Tavernier & De Moor 1975). Getuige daarvan is onder andere de talrijke aanwezigheid van de toegeknepen korfmossel *Corbicula fluminalis*, samen met de zoetwaterneriet *Theodoxus fluviatilis* [10] en kokkels *Cerastoderma edule* (of was het de brakwaterkokkel *C. glaucum/lamarcki*) in Pleistocene afzettingen ver landinwaarts in het Leiedal uit de omgeving van Gent-Deinze van de toenmalige Vlaamse Vallei (Vincent 1888, Halet 1933, De Moor & Lootens 1976). Het zijn soorten die alle bekend zijn uit brakke, estuariene milieus.

Op de hierboven vermelde locaties stelden wij tevens, langs de waterlijn op het laag slik, de aanwezigheid vast van zeer week en ook vloeibaar slib. Dergelijk slib zal echter voornamelijk subtidaal voorkomen en is het gevolg van verscheidene eerder al aangehaalde milieufactoren. Met name de aanvoer van fijnkorrelig sediment uit de bovenloop van de Schelde, het fenomeen van deflocculatie van aangevoerd marien sediment, het feit van een maximum turbiditeit en de impact van de ononderbroken baggeractiviteiten. Deze laatste brengen fijn sediment en detritus voortdurend in suspensie en vormen dichte pluimen van SPM die na verloop van tijd en al naar gelang de plaatselijke hydrodynamiek tijdelijk op de bodem bezinken (Van Braeckel *et al.* 2012, Vandenbruwaene *et al.* 2016). Helemaal van water verzadigd vormen zij een papachtige laag die, in elk geval subtidaal maar ook op het laag slik weinig gelegenheid krijgt om enigszins te stabiliseren; een gekend verschijnsel (Lamb *et al.* 2020). De decompositie van massaal op het substraatoppervlak voorkomende en vaak samengespoelde fecale pellets van macrobenthische organismen (Schwarz 1932) zorgt tevens voor wijziging van het bodemsediment door toevoegen van slib en mineralisatie van organisch materiaal uit de pellets (Haven & Morales-Alamo 1968) (fig.12). Microfytobenthos en bacteriën scheiden vaak een soort mucus af en fungeren daardoor als sedimentvangers en -binders en zorgen ervoor dat bodemoppervlaktes enigszins gestabiliseerd worden. Het zijn dan



**Figuur 12.** Ingegraven brakwaterkorfschelp bij Galgeschoor (de rode pijl duidt het spoor aan). De kleine pilvormige pellets zijn vermoedelijk de uitwerpselen van de draadworm (31/08/2019).

veelal bodembewonende (epipelische) diatomeeën die deze functie vervullen (Neumann *et al.* 1970). Vooral op het Galgeschoor, te Fort Liefkenshoek en Oude Doel konden wij massale bloei van deze kiezelwiertjes (eventueel in combinatie met andere microalgen) vaststellen in de vorm van een dun groenbruin filmlaagje op het midden tot hoog slik. Ook kokervormende in grote concentraties samenlevende wormen zoals slikkokerwormpjes *Polydora* spp., kustpalmborsteltjes *Heterochaeta costata* e.a. binden en stabiliseren het omgevende sediment. Diverse vormen van graafactiviteiten (bioturbatie) van macrobenthische invertebraten destabiliseren dan weer het substraat en bevorderen de resuspensie van fijn sediment (Rhoads 1974). Dat de brakwaterkorfschelp weet om te gaan met het hierboven geschetste scala aan milieufactoren demonstreert dat zij een bijzondere opportunist [11] is en de aanwezigheid van uitermate week slib in het ecosysteem een aanzienlijke rol zal spelen in haar overlevingsstrategieën (Herman & Heip 1999: p. 103, Groenewold & Dankers 2002, Walles *et al.* 2020). De vrij lange tentakelkrans rondom het uiteinde van de instroomsifo (fig. 13) die overmatige toevloed van slib in het inwendige organisme van de schelp moeten tegenhouden en het regelmatig uitwerpen van pseudofeces via dezelfde sifo (pers. waarneming & meded. M. Faasse) zijn aanwijzingen hoe zij met een overaanbod ervan weet om te gaan. Het is namelijk zaak dat de kieuwen en het spijsverteringskanaal van verstopping gevrijwaard blijven. In een bakje (L ±30 cm; B ±20 cm; H 7 cm) met water gevuld hielden wij in een onverwarmde

ruimte 31 brakwaterkorfschelpen (juvenile, subadulte en enkele adulte dieren) gedurende enkele weken in leven. Dit leerde ons dat zij heel resistent is tegen schommelende zoutgehaltes (bij uitdroging werd het bakje afwisselend opgevuld met zeewater of zoetwater) en hogere temperaturen (het water werd niet speciaal koel gehouden) en hypoxie (het bakje werd niet geaereerd d.m.v. een zuurstofpompje) goed doorstaat. Het zijn alle gunstige fysiologische eigenschappen om onder andere te kunnen overleven op slikplaten in de getijdenzone, ook in steeds warmer wordende tijden.



**Figuur 13.** Levend individu van de brakwaterkorfschelp aangetroffen op het slik aan de voet van het stenen dijkje vóór het schor bij Oude Doel (Prosperhaven) (21/08/2019).

De tentakelkrans rond het uiteinde van de instroomsifo is duidelijk zichtbaar.

Op de plaatsen waar de brakwaterkorfschelp gevonden werd, troffen wij nog andere benthische macro-invertebraten aan die dezelfde levensruimte – in het sediment (fig. 14) – met elkaar moeten delen (Ysebaert *et al.* 2005). Bij de mollusken waren dat nonnetje *Macoma balthica*, platte slijkgaper *Scrobicularia plana* en strandgaper *Mya arenaria*. Het nonnetje vonden wij levend, de overige twee soorten enkel als lege doubletten en losse kleppen. Ook 1 levend wadslakje kon worden vastgesteld, maar zeefstaalnames zouden ongetwijfeld veel meer exemplaren kunnen opleveren. Naast de eerder al

vermelde brakwaterstrandschelp die binnendijks samen met de brakwaterkorfschelp kan voorkomen, is er nog een opmerkelijk gegeven i.v.m. een andere recent ingevoerde schelpensoort. In de omgeving van Hoedekenskerke (locatie 20) werd in augustus 2019 *P. amurensis* massaal opgevist samen met levende dieren van de Amerikaanse strandschelp *Mulinia lateralis* (meded. Jetze van Zwol). Deze strandschelp werd eerder in september 2018 al voor het eerst en ook later in maart 2019 in de Westerschelde aangetroffen te Baalhoek (Craeymeersch *et al.* 2019, data Marco Faasse) [12]. Op de slikken bij Bath troffen Walles *et al.* (2020) deze soort heel plaatselijk ook aan in dichtheden tot maximaal 85 ex./m<sup>2</sup>. Toch opmerkelijk dat zij het stroomafwaartse randgebied van de mesohaliene getijdenzone weet te koloniseren. Of zij hierin verder zal doordringen en er een niche-verdeling met de brakwaterkorfschelp zal moeten plaatsgrijpen is de vraag. Naast andere abiotische en ook biotische factoren kan het sedimenttype waaraan beide soorten respectievelijk de voorkeur geven hierin een belangrijke rol spelen.



**Figuur 14.** Brakwaterkorfschelp *in situ* op het slik bij Galgeschoor (31/08/2019).

Van de kreeftachtigen vonden wij af en toe slijkgarnaaltjes *Corophium* spec. in het filmlaagje van diatomeeën en bovenop het substraat foeragerende lijnpissebedden *Cyathura carinata*. De wormen waarvan wij op zicht massaal de sporen konden waarnemen of die we levend op het slik aantroffen waren draadworm *Heteromastus filiformis* en zeeduizendpoot *Hediste* en/of *Nereis* soorten. De groengele wadworm

*Eteone longa* vonden we occasioneel bovenop het sediment. In principe is de aanwezigheid van sommige benthos-organismen op het slik waar te nemen aan de levenssporen (Lebensspuren) die zij achterlaten. Het onderscheiden en determineren ervan is echter niet altijd evident. Er is bijvoorbeeld gemakkelijk verwarring mogelijk tussen deze van de veelkleurige zeeduizendpoot en deze van de platte slijkgaper (Hertweck 1994). Ook bepaalde graassporen van slijkgarnaaltjes kunnen voor verwarring zorgen (Riisgård & Schotge 2007). Omdat grondig benthos-onderzoek geschiedt aan de hand van bodemstalen die systematisch worden uitgezocht, willen we hier de verschillende species bekend uit de literatuur, en dus in de mesohaliene zone te verwachten zijn, opsommen.

De slijkgarnaaltjes zullen overwegend *Corophium volutator* zijn maar ook haar zustersoort *Corophium lacustre*, meer algemeen in de oligohaliene zone, zijn er vaak nog aanwezig. De zeeduizendpoten zijn voornamelijk de veelkleurige duizendpoot *Hediste diversicolor* maar ook de ambergele zeeduizendpoot *Alitta succinea* [13] wordt er aangetroffen. Andere er in de bodem levende wormpjes zijn de slikkokerwormen *Boccardiella ligerica* en *Polydora cornuta* alsook *Pygospio elegans*, *Streblospio benedicti* en de Oostzeegroenworm *Marenzelleria neglecta*, een ingevoerde soort van de oostkust van Noord-Amerika. Deze laatste behoren alle tot de familie der Spionidae en worden gekenmerkt door twee lange beweeglijke palpen vooraan op de kop. Bovendien heel aardig om deze in ondiepe plasjes op het slik in actie te zien tijdens het foerageren aan het bodemoppervlak. Ook een klein waaierwormpje *Manayunkia aestuarina* komt er voor (Ysebaert *et al.* 1997, Ysebaert *et al.* 2000a, Speybroeck *et al.* 2014, Van Braeckel *et al.* 2018). Naast deze polycheten komen er in het benthos nog diverse oligocheten voor die verder stroomopwaarts in de Zeeschelde de talrijkste fractie van het macrobenthos vormen (Seys *et al.* 1999a, 1999b). In de brakwaterzone domineren langstaartkustworm *Tubificoides heterochaetus* en kustpalmborsteltje *Heterochaeta costata*. Andere typische er levende soorten zijn een aquatische potworm *Lumbricillus lineatus* en estuariene melkworm *Monopylephorus rubroniveus* (Konietzko 1953, Timm 2012, van Haaren & Soors 2013, Speybroeck *et al.* 2014, Van Braeckel *et al.* 2018). Micro- en eventueel voorkomend meiobenthos laten wij hier buiten beschouwing [14].

## Een snelle kolonisator

In de invasie-ecologie worden alle niet-inheemse, geïntroduceerde en zich in het gekoloniseerde gebied snel uitbreidende en handhavende soorten die een ingrijpende impact op het ecosysteem hebben, doorgaans beschouwd als invasief. Dit begrip is echter erg waarden-beladen (afhankelijk van de agenda of de onderzoeksmotivatie) en is niet vrij van subjectieve invulling (bijv. de omschrijving van impact); dus voor interpretatie vatbaar. Heger *et al.* (2013) en Pereyra (2016) geven een grondige analyse van het concept en komen tot de conclusie dat een uniforme definitie geen evidentie is; en in

zeker opzicht misschien zelfs wat irrelevant, want (een lastige doordenker): “*The impact of a species (or population) does not depend on what we decide to call it, but does change the interpretation of those impacts*” (Larson 2011). Om pragmatische redenen of ter wille van operationele doeleinden lijkt de typologie van Davis & Thompson (2000) echter bruikbaar. Zij stemt grosso modo dan ook overeen met de omschrijving van invasieve soort gehanteerd door de International Union for Conservation of Nature en de Europese Unie (IUCN 2000, Kettunen *et al.* 2008, EU 2014). Het voordeel van een typologie is dat er *in extenso* vrij gemakkelijk discriminerende kenmerken kunnen aan toegevoegd worden, maar waarschijnlijk is dit binnen de gangbare consensus geen optie. Volgen we Davis & Thompson (2000) dan valt de brakwaterkorfschelp uit de Schelde onder type 8 van hun classificatiesysteem [15].

Om een beter inzicht te krijgen in de mechanismen en interacties die de slaagkansen van introducties bepalen, wordt het laatste decennium veel onderzoek gedaan aan het onderliggende fenomeen van “propagule pressure” [16] (bijv. Colautti & MacIsaac 2004, Lockwood *et al.* 2005, Simberloff 2009). In de praktijk is deze hypothese echter lastig te verifiëren omdat er meestal geen data beschikbaar zijn over de “propagule pressure” van het beginstadium van het kolonisatieproces. De EU, in navolging van de IUCN, beschouwt de brakwaterkorfschelp als een van de 100 wereldwijd meest invasieve soorten (Lowe *et al.* 2000, Roy *et al.* 2019).

De huidige data over de brakwaterkorfschelp in het Schelde-estuarium tonen dat zij inderdaad een vlugge kolonisor is. Vooral de vaststelling van 6 à 7 levende subadulte exemplaren per  $\text{dm}^2$  op het Galgeschoor (locatie 21), de massale vangst in de omgeving van Hoedekenskerke (locatie 20) en het plaatselijk talrijke tot massale voorkomen op de slikken nabij Bath (locatie 23) illustreren dit heel sterk. Ook de vele juveniele schelpjes (fig.15) aangetroffen in het Schelde-Rijnkanaal (locatie 11) tonen aan dat de soort in volle opmars is en, zoals al gezegd, in een soort eerste “boom-fase” zit. In welke mate zij zich in de verschillende watermilieus van de Zeeschelde, haar bijrivieren en havendokken en de Westerschelde verder zal verspreiden, moet toekomstige monitoring uitwijzen.

Naast de flexibiliteit ten opzichte van het abiotische milieu – zowel tijdens de verplaatsing als in de nieuwe omgeving – speelt bij invasieve soorten telkens ook de capaciteit om snel voort te planten een cruciale rol om succesvol te kunnen koloniseren. Uit onderzoeken in het San Francisco-estuarium is gebleken dat *P. amurensis* al naar gelang het voedselaanbod – dat in tijd en ruimte verschilt – in de lente, de herfst of het jaarrond voortplantingscellen aanmaakt en loost. Ook kunnen de gameten, larven, juveniele en adulte schelpen opmerkelijke saliniteitschommelingen doorstaan. Verder heeft de brakwaterkorfschelp een niet al te lang pelagisch larvaal stadium van 17-19 dagen en investeert zij in wat grotere eitjes (de vergelijking met inheemse estuariene bivalven hebben wij echter niet gemaakt) wat de overlevingskansen vergroot. Al op jonge leeftijd, bij een schelplengte van ca. 5 mm, zijn de dieren reeds fertiel en doen aan gametogenese (Carlton

*et al.* 1990, Nicolini & Penry 2000, Parchaso & Thompson 2002, Thompson & Parchaso 2012). Voor de brakwaterkorschelp heeft het er dan ook alle schijn naar dat zij ooit een “ingeburgerde” [17] soort gaat zijn.



**Figuur 15.** Juvenile exemplaren van de brakwaterkorschelp waargenomen door de VMM in het Schelde-Rijnkanaal (26/02/2019). Foto: Raf Elst.

## Biologische impact

Naast het louter faunistisch-biogeografisch aspect van geïntroduceerde soorten (geografische uitbreiding verspreidingsareaal, nieuwkomer in een lokale biotische gemeenschap enz.) is het ontrafelen van de context – want geen enkel organisme leeft in een biologisch vacuüm – waarin zij zijn terechtgekomen alsook hun potentiële impact of bijdrage daaraan bijzonder interessant. Niettegenstaande onze ambivalentie ten opzichte van exoten kunnen zulke ongecontroleerde introductie-experimenten, als in een *in vivo* openlucht laboratorium, ons nieuwe inzichten aangaande invasie- en/of ecosysteemprocessen leveren; zowel op soortspecifiek microniveau (biologisch, evolutionair) als op ruimer (meta-)ecologisch vlak (Sax *et al.* 2007, Papacostas *et al.* 2017). Vanwege de grote

complexiteit ligt onderzoek hiernaar uiteraard grotendeels buiten het bereik van naturalisten. Maar toch kunnen hun soms scherpe veldwaarnemingen en vaak op anekdotische leest geschoeide interpretaties een weg banen voor, of inspiratie bieden aan professionele onderzoekers. Tenminste als zij die verwoord krijgen en als daar oor naar is. Impactstudies worden meestal uitgevoerd (en gefinancierd) in het kader van de ontwikkeling van een beheersmodel en -methode voor exoten (Sakai *et al.* 2001).

Estuariene ecosystemen zijn complexe samenhangen van gevarieerde en sterk schommelende fysische, chemische en biologische processen die zich afspelen in een milieu van water en sediment en tot uitdrukking komen in de interactie – op de verschillende, biotische en abiotische, niveaus – tussen de elementen van het ecosysteem (De Pauw 1975, Day *et al.* 1989, Meire *et al.* 2005). Op welke wijze ingevoerde soorten deze processen kunnen beïnvloeden is lang niet altijd duidelijk en vaak geen sinecure om uit te puzzelen (Ehrenfeld 2010). Om op chemisch en microbiologisch niveau een mogelijke impact te kunnen vaststellen is een uitermate gespecialiseerde aanpak noodzakelijk en bijgevolg niet doenlijk voor ons als naturalisten. Op een zeker fysisch, macrobiologisch en natuurhistorisch vlak daarentegen zijn wij, op basis van eenvoudige veldobservaties, zoals hierboven al gesuggereerd, wel enigszins in staat om vaststellingen te verrichten. Onze bevindingen, aanvullend op wat eerder al vermeld werd, bespreken wij hieronder. Verder willen we ook nagaan of de uitkomsten van onderzoeken naar de invloed van de brakwaterkorfschelp op het ecosysteem van bepaalde gedeelten in het San Francisco-estuarium ook kunnen gelden voor de Schelde. Dit laat ons toe om enige voorstelling te maken van toekomstig mogelijke impacts. In de wetenschap echter dat deze context-afhankelijk zijn en soorten in verschillende constellaties niet altijd identiek zullen reageren (Ricciardi *et al.* 2013).

De Amerikaanse onderzoeken zijn toegespitst op de invloed die *P. amurensis* heeft op de voedselrelaties in het vigerende voedselweb van het San Francisco-estuarium. Met name op de primaire productie (de kwantitatieve distributie van fytoplankton) en primaire consumenten (het zoöplankton). Ook de consequenties voor enkele secundaire consumenten (vissen en duikeenden) werden onderzocht. De enorme expansie en de ontwikkeling van grote dichtheden van het schelpdier in het estuarium veroorzaakte, omdat de soort een suspensievoeder is, een drastische afname van fytoplankton tijdens de bloeiperiode (Alpine & Cloern 1992). Een ander gevolg van deze overmatige begrazing was de optredende verandering in de relatie tussen de verschillende categorieën en/of subcategorieën van plankton: fytoplankton, zoöplankton (microzoöplankton, mesozoöplankton) en bacterioplankton [18] (Greene *et al.* 2011). Ook op het voorkomen van roeipootkreeftjes werd een effect vastgesteld. De larven ervan (nauplii) werden in belangrijke mate geconsumeerd door de brakwaterkorfschelp en ook de daling van de biomassa aan fytoplankton, hun voedselvoorziening, veroorzaakte mede een afname van copepoden (Kimmerer *et al.* 1994). Maar zoals vaak kunnen ook andere causale factoren een rol spelen in dergelijke plankton-crashes. Met name de hydrodynamiek van de rivier:

de aanvoer van nutriënten en van zoet- en zoutwater; stroomsnelheid, turbiditeit en troebelheid van het water; zuurstofhuishouding enzovoort. Klimatologische omstandigheden, zoals temperatuur, uren zonschijn e.a., alsook biologische factoren zoals predatie door vissen en pelagische kreeftachtigen of begrazing van fytoplankton door micro- en/of mesozoöplankton kunnen eveneens een invloed uitoefenen (Kimmerer & Thompson 2014).

Deze, aan de introductie van *P. amurensis* gerelateerde, wijzigingen in de lokale planktongemeenschap brachten veranderingen teweeg in de voedselkeuze van vissen en leidde tevens tot de numerieke afname van een aantal soorten (Feyrer *et al.* 2003). Een ansjovissoort die traditioneel ook talrijk foerageerde – voornamelijk op plantaardig maar vaak ook op dierlijk plankton – in de brakwaterzone van het San Francisco-estuarium verliet deze grotendeels nadat de fytoplankton biomassa er, zoals hierboven beschreven, ingrijpend was verlaagd. Het visje vertoefde daarna hoofdzakelijk in de zoutere delen van het estuarium. Hierdoor verdween ook haar predatie op het schaarsere nog aanwezige zoöplankton en kwam dit nu ter beschikking staan van roeipootkreeftjes en andere planktivore vissen (Kimmerer 2006). Een gedragsverandering van één organisme dat de impact van een ingevoerde soort enigszins tempert en dat vele andere inheemse ten goede komt ... de natuur op haar best! De witte steur, een predator van onder andere macrobenthische organismen, kreeg er bij de komst van de brakwaterkorfschelp een gigantisch voedselaanbod bij. Niettegenstaande *P. amurensis* in de magen van de steur talrijk werden aangetroffen, bleken zij voor de vis slechts weinig calorieën op te leveren. Dit zou onder andere te maken hebben met het feit dat dit schelpdier passage door het maag-darmkanaal vaak overleeft en dus niet verteerd wordt (Kogut 2008, Zeug *et al.* 2014). Of hoe het aanboren van een ongekende nieuwe voedselbron niet altijd optimaal lonend is. Het valt inderdaad op hoe *Corbula*-soorten, zoals ook onze korfschelp *Varicorbula gibba*, hun twee ongelijke kleppen heel sluitend tegen elkaar aandrukken en lastig te openen zijn (Yonge 1946). Is dit een strategie om ze voor vissen moeilijk verteerbaar te maken? Verder is in de Baai van San Francisco [6] vastgesteld dat enkele duikenden (toppereend, kleine toppereend en brilzee-eend) er nu gretig foerageren op de brakwaterkorfschelp wat zijn gevolgen heeft voor de voedsleecologie en het -gedrag van deze vogelsoorten (Poulton *et al.* 2002, Richman & Lovvorn 2004, Lovvorn *et al.* 2013).

Een onzichtbare biochemische impact dat het invasieve karakter van *P. amurensis* op het milieu kan veroorzaken is tot nog toe weinig gekend en willen we onder de aandacht brengen omdat het op mondiaal vlak een verschil kan uitmaken. De aanmaak van de schelp bij mollusken (en evenzeer de opbouw van een kalkskelet bij andere invertebraten) – het calcificatieproces waarbij calciumcarbonaat  $\text{CaCO}_3$  uit het water gesynthetiseerd wordt – resulteert in de afgifte van opgeloste kooldioxide  $\text{CO}_2$  in het omgevende water (Chauvaud *et al.* 2003). Atmosferische omstandigheden en biologische processen zorgen er dan voor dat het  $\text{CO}_2$  ook in de dampkring terecht komt en zo haar bijdrage levert aan de huidige klimaatproblematiek. Doordat wereldwijd steeds meer estuaria gekoloniseerd

worden door invasieve soorten stijgt de productie van schelpdieren (voeg daaraan toe de toenemende kweek ervan in de aquacultuur) enorm en dus ook de ermee gepaard gaande CO<sub>2</sub>-uitstoot. Ongetwijfeld zullen dergelijke data verfijnd moeten worden, maar zij geven alvast een impressie van hoe diep verborgen een problematiek zich kan schuilhouden. Een appél aan de wetenschap om door verder onderzoek daar meer helderheid in te brengen.

In hoeverre in het Schelde-estuarium de vestiging van *P. amurensis* gelijkaardige interacties met de lokale fauna en flora zal veroorzaken als deze in het San Francisco-estuarium is een open vraag. Om dit enigszins in perspectief te kunnen plaatsen is kennis over de biota van de Schelde noodzakelijk. Data over plankton (waaronder deze van roei-pootkreeftjes, in het bijzonder *Eurytemora affinis*), macrobenthos, vis- en avifauna van de Zeeschelde zijn ruim beschikbaar. Zaak nu om na te gaan wat de komst van deze nieuweling voor hen kan betekenen.

Oude gegevens over plankton in de Zeeschelde dateren minstens al van uit de jaren 1930 en zijn samen met de uitkomsten van verzamelcampagnes uit de jaren 1950 door Van Meel (1958) bijeengebracht. De rivier was toentertijd minder ingrijpend beoedeld en de vervuiling wellicht nog meer van organische aard. Verder zijn er de onderzoeken uit eind jaren 1960, een periode met de grootste pollutie van vooral chemische aard (De Pauw 1975). Recente onderzoeken wijzen op een gedeeltelijk licht herstel van het ecosysteem (Mialet *et al.* 2010, 2011). Een gevolg van de strengere regelgeving in verband met het lozen van afvalwater, vernieuwde waterzuiveringstechnologie en andere. Anderzijds is het waarschijnlijk dat ook weer nieuwe, soms moeilijk te traceren gifstoffen in het waterbekken terechtkomen (bijv. via de landbouw en/of riolering). Fysische impacts op de rivier zoals verkaveling en opspuiting van slik en schorgebieden, uitdieping en verbreding van vaargeulen voor scheepvaartverkeer zijn uiteraard onherroepelijk. Drie representatieve, vrij recente studies (met soortenlijsten) willen wij hier bijkomend vermelden: over microfytobenthos Muylaert *et al.* (2002), over fytoplankton Muylaert *et al.* (2009) en over zoöplankton Tackx *et al.* (2004).

De visfauna van de Schelde is goed gekend en op regelmatige basis wordt zij uitvoerig gemonitord (Breine *et al.* 2011b, Breine *et al.* 2017). Door de verbeterde waterkwaliteit wordt tevens een toename aan vissoorten vastgesteld (Breine *et al.* 2011a). Of pelagische veligerlarven van de brakwaterkorschelp in de toekomst voor een extra voedselaanbod voor planktivore vissoorten, zoals juveniele haring *Clupea harengus* en sprot *Sprattus sprattus* (Maes *et al.* 2005), kunnen zorgen is lang niet zeker. Veligerlarven behoren immers tot het microplankton en vergen een fijnmazig filterstelsel om ze uit de waterkolom te kunnen zeven. De inheemse West-Europese steur *Acipenser sturio* is bij ons verdwenen maar uitzonderlijk wordt in de Schelde al eens een Siberische steur *Acipenser baerii* gevangen in schietfuisen (Breine *et al.* 2011b, INBO dataset Vis Informatie Systeem voor estuariene waters). Het historische verspreidingsgebied van

deze vis is het stromengebied van Centraal- tot Oost-Siberië (Kottelat & Freyhof 2007). In Noordwest-Europa wordt zij ingevoerd en verhandeld als siervis voor vijvers of gekweekt voor het oogsten van kaviaar. Siberische steuren uit onze rivieren betreffen zeer waarschijnlijk opzettelijk vrijgelaten exemplaren. Tot nog toe is in Noordwest-Europa geen in het wild levende, zich voortplantende populatie vastgesteld. Kan het potentiële voedselaanbod van *P. amurensis* op enigerlei wijze batig zijn voor deze soort (bijv. versterking van haar “fitness”, voortplantingscapaciteit enz.)? En zou dit ook kunnen gelden voor de inheemse steur mocht die ooit terugkomen (we mogen hier even luidop dromen). Ook het spat en/of latere ontwikkelingsstadia van de brakwaterkorfschelp zijn mogelijk een voedselbron voor andere epibenthische vissoorten (bijv. grondels en platvissen) en de zeebaars *Dicentrarchus labrax* – die vaak foerageert nabij de bodem (demersaal) – uit de Schelde (Maes *et al.* 2003).

Een aantal kreeftachtigen die voorkomen in de Zeeschelde zullen onvermijdelijk het pad van de brakwaterkorfschelp kruisen en zijn potentiële predatoren van de soort; hetzij van de al of niet volgroeide schelpdieren zelf, hun larven of spat. Bij de krabben noteren we: strandkrab *Carcinus maenas*, Chinese wolhandkrab *Eriocheir sinensis*, penseelkrabbetje *Hemigrapsus takanoi*, blaasjeskrab *Hemigrapsus sanguineus* en het zuiderzeekrabbetje *Rhitropanopeus harrissii*. De blauwe zwemkrab *Callinectes sapidus* die, eigen aan de zwemkrabben, veeleer toegerust is als rover van bewegende prooien predeert ook schelpdieren (Blundon & Kennedy 1982). In de Zeeschelde komt zij, voor zover wij weten, echter uitermate zeldzaam voor. Slechts zeer occasionele en geïsoleerde vangsten van specimens zijn gerapporteerd (meded. Tom Van den Neucker, Maes *et al.* 1997, Vandepitte *et al.* 2012: p. 196-201, waarnemingen.be) waardoor deze krabbensoort zeer onopvallend aanwezig lijkt te zijn in de Zeeschelde. Of is *C. sapidus* om bepaalde redenen (bijv. haar gedrag) gewoon moeilijk te traceren en blijft zij in onze contreien een wat mysterieuze soort? Strandkrab en Chinese wolhandkrab foerageren subtidaal actief op open, onbeschutte slikplaten en consumeren gretig schelpdieren (Scherer & Reise 1981, Wójcik-Fudalewska *et al.* 2019). Penseelkrabbetje, blaasjeskrab en zuiderzeekrabbetje hebben een meer verborgen leven onder stenen of in concreties van de Japanse oester en de bouw van hun schaarpoten maakt ze wellicht minder geschikt voor predatie van grotere schelpdieren (Behrens-Yamada & Boulding 1998, Aarnio *et al.* 2015). Spat en jonge stadia van de brakwaterkorfschelp, aanwezig in de nabijheid van de schuilplaatsen van deze krabbetjes, kunnen zeker op hun menu komen te staan. Naast deze krabben zijn er nog enkele garnalen en aasgarnalen die eventueel kunnen profiteren van de komst van *P. amurensis*. Dit zullen voornamelijk zijn: gewone garnaal *Crangon crangon*, de niet-inheemse rugstreepsteurgarnaal *Palaemon macrodactylus*, langneussteurgarnaal *Palaemon longirostris*, brakwatersteurgarnaal *Palaemon varians* [19], brakwater-aasgarnaal *Neomysis integer* en steeloog-aasgarnaal *Mesopodopsis slabberi* (Mees *et al.* 1993, Ysebaert *et al.* 2000a, d’Udekem d’Acoz *et al.* 2005). Voor de gewone garnaal en eventueel ook voor de steurgarnalen en tevens, afhankelijk van hun voedsel-ecologie en niche, enkele vlokreeftjes en waterpissebedden [20], denken we bijv. aan predatie van

spat (Van de Meutter *et al.* 2019). Aasgarnaaltjes kunnen mogelijk veligerlarven van het schelpdier uit het plankton filtreren (Fockedeij & Mees 1999).

Kandidaat toppredatoren van *P. amurensis* in het subtidaal van de Zeeschelde zijn onder andere ook twee soorten duikeenden: tafeleend *Aythya ferina* en kuifeend *Aythya fuligula*. Beide soorten zijn gespecialiseerd in het foerageren onder water op benthische invertebraten, waaronder ook mollusken. Als de brakwaterkorschelp de overwinteringsgebieden van deze eenden langs de Schelde (Tessens 2006, Van Ryckegem *et al.* 2006) massaal zal weten te koloniseren, zal zij ongetwijfeld uitgebreid deel gaan uitmaken van hun voedsel. Maar ook voor in de getijdenzone foeragerende grondeleenden en steltlopers zal, al naar gelang hun methode van voedselzoeken, de brakwaterkorschelp (in haar verschillende levensstadia) beschikbaar zijn (Ysebaert *et al.* 2000b, Van Ryckegem *et al.* 2017). Een wrange bijkomendheid hier is dat uit Amerikaanse onderzoeken blijkt dat de brakwaterkorschelp hogere concentraties van het chemische element selenium bevat dan andere tweekleppige suspensievoerders uit hetzelfde biotoop. Dit zou in eerste instantie te wijten zijn aan haar grotere voedselopnamesnelheid (food ingestion rate). Van bivalven in het algemeen is daarenboven bekend dat eenmaal selenium is opgenomen zij het organisme slechts traag weer verlaat (Reinfelder *et al.* 1997). *P. amurensis* fungeert dus als een goede bioaccumulator van het element dat zich hierdoor in de voedselketen kan opstapelen. Geen al te goed nieuws dus voor toekomstige mogelijke toppredatoren zoals vissen en vogels en misschien ook voor andere predatoren lager in de trofische keten. Als micronutriënt is selenium voor organismen noodzakelijk maar in te grote dosis wordt zij giftig, een zgn. “reproductive toxicant”, met nefaste gevolgen voor embryonale stadia uit de voortplantingscyclus van haar predatoren (bijv. remming van de ontwikkeling van de eitjes, beschadiging van de embryo's) (Schlekat *et al.* 2000, Linville *et al.* 2002, Lee *et al.* 2006). Het zou echter voorbarig zijn om dat bij ons nu al als te verwachten nieuwe realiteit te poneren. Verder onderzoek eraan zal dit moeten uitwijzen. Ook naar het vermogen bij *P. amurensis* om zware metalen, butyltin-verbindingen en koolwaterstoffen in haar weefsel op te slaan werd onderzoek verricht. Wij gaan hier niet verder op in.

Tenslotte is er ook nog het delen van de fysieke levensruimte met andere benthische organismen uit de Schelde. De macro-invertebraten (wormen, weekdieren en kreeftachtigen) die in hetzelfde habitat als de brakwaterkorschelp voorkomen lieten we in het hoofdstuk “het schelpdier en haar habitat in de Schelde” al de revue passeren. De vraag is welke verschuivingen in aantallen van deze soorten hier eventueel zullen optreden en hoe ze voedsel en plaats onder elkaar gaan verdelen. En om het in wat algemene termen uit te drukken: wellicht zal elke soort haar niche iets moeten bijsturen om tot een evenwichtig samenleven te kunnen komen. Voer voor ecologen!

De impact van de invoer van *P. amurensis* heeft twee kanten: enerzijds biedt zij een overvloedig nieuw voedselaanbod, anderzijds kan de planktonbalans verstoord worden en selenium zich opstapelen met een domino-effect op de voedselketen tot gevolg.

Gunstig voor de ene, minder gunstig voor de andere, hier en daar aanpassingen in het ecosysteem. Het maakt deel uit van de zoektocht naar een soort dynamisch nieuw evenwicht (what's in a name) dat continu kan worden bijgesteld. Of hoe natuur nooit *stasis* kent!

## Slotbeschouwingen

Als we het nu aardig vinden of niet, de vestiging van uitheemse soorten is een onomkeerbaar feit geworden. Een quote uit de voor zijn tijd vooruitziende inzichten van Michael Soulé (1990: p. 234) toont hoe ons denken over exoten vroeg of laat een kentering zal ondergaan en een herkadering van het fenomeen zich zal opdringen:

*“In addition to the irresistible force of alien invasions, shifts in scientific fashion will facilitate the transition between the traditional view of biogeographic integrity and the postmodern acceptance of cosmopolitanization.”*

Deze trend voltrekt zich nu stilaan helemaal (Kühn *et al.* 2011) en kan in het onderzoeksveld van de invasie biologie en -ecologie leiden tot een paradigmashift. De implicaties van het “shifting baseline syndrome” [21] zullen dit daarenboven onvermijdelijk bewerkstelligen. De socio-ecologische perceptie van ingevoerde soorten en de vaak ambigue metaforen die ervoor gebruikt worden blijven over het algemeen echter nog zeer negatieve connotaties en stereotypering hebben (Chew & Laubichler 2003, Larson 2005, Selge & Fischer 2011). Kunnen wij de fundamenteel intrinsieke waarde van organismen (Naess 1993, Allendorf 1997) ook laten gelden voor zij uit de categorie exoten (Cardozo & Subramaniam 2013, Gallardo *et al.* 2015), en is er binnen de conservatie-ecologie [22] positieve ruimte voor deze soorten? Daarbij in acht genomen dat ecosystemen nooit statische hoedanigheden zijn en waren (Wu & Loucks 1995) en gevestigde levensgemeenschappen vaak heel spontaan ruimte bieden aan nieuwkomers en de mogelijkheid scheppen voor vormen van co-evolutie (Schlaepfer *et al.* 2005, Briggs 2010). Een hele oefening!

## Noten

[1]. Een pre-adaptatie is elke voorafgaand bestaande anatomische structuur, fysiologisch proces of gedragspatroon die nieuwe vormen van evolutionaire adaptatie waarschijnlijker maken (vertaald naar *Henderson's dictionary of biological terms* 2000: p. 499).

[2]. “Historische tijden” is een vrij vaag begrip. In de Noordwest-Europese maritieme context begrijpen wij dit als de periode waarin scheepvaart tussen continenten nog heel rudimentair of in volle ontwikkeling was. Dit kan teruggaan tot de 9de eeuw toen in onze

gewesten handelsrelaties met de Vikingen tot stand kwamen (Carlton 1999, Tys 2015). Romeinse en prehistorische, heel lokale en beperkte zeetransporten zullen waarschijnlijk weinig tot geen impact gehad hebben op de verspreiding van mariene soorten.

[3]. Het Antropoceen omvat de huidige geologische periode die gekenmerkt wordt door de grote mate waarin de biosfeer (in het bijzonder haar geologie en ecologie) beïnvloed en gedomineerd wordt door menselijke activiteiten. Deze zijn nu de belangrijkste drijvende krachten voor mondiale natuurhistorische transformaties. Het Antropoceen is een interval binnen het Holoceen; een warmere periode die volgend op de laatste ijstijd (uit het Weichseliaan) zo'n 10 à 12 duizend jaar geleden haar aanvang vond. Het begin van het Antropoceen wordt vaak gesitueerd rond het einde van de 18de eeuw (Crutzen 2002), de aanloop naar de eerste industriële revolutie. Sindsdien nam de menselijke impact op onze planeet op velerlei vlak exponentieel toe; met de tegenwoordige natuur- en milieucrisis tot gevolg. Sommige auteurs plaatsen de aanvang van het Antropoceen echter al veel vroeger in de tijd of hebben twijfels over de doelmatigheid van het begrip (Malm & Hornborg 2014).

[4]. Het Schelde-estuarium omvat het gedeelte van de rivier dat onderhevig is aan de getijdenwerking. Tussen Vlissingen en de Belgisch-Nederlandse grens (Verdronken land van Saeflinghe) wordt zij Westerschelde genoemd, verder stroomopwaarts tot aan Gent (sluis van Gentbrugge) heet ze Zeeschelde. De grens tussen Beneden- en Boven-Zeeschelde verschilt. Sommigen situeren haar ter hoogte van Antwerpen, anderen te Schelle (waar de Rupel uitmondt in de Schelde). Van Ryckegem *et al.* (2018: p. 13-14) geven een nog meer gedetailleerde ruimtelijke indeling van de Zeeschelde. Voorbij Gentbrugge wordt de rivier als Schelde benoemd. Met het substantief "Schelde" wordt ook vaak de ganse rivier bedoeld.

[5]. Kattenwinkel (2019) noemt haar brakwatercorbula, waarschijnlijk afgeleid van de vaak gebruikte Engelse benaming Brackish-water corbula. De Bruyne (2020) in de recent verschenen, herziene Veldgids schelpen, benoemt ze brakwaterkorfschelp. Walles *et al.* (2020) sluiten hier bij aan. Volgens de logica van de Nederlandse naamlijst van weekdieren (de Bruyne *et al.* 2015) zou dat de juiste naamgeving moeten zijn. Het is inderdaad af te raden om binnen de familie Corbulidae (korfschelpen) sterk van elkaar afwijkende Nederlandse namen te gebruiken. De naam brakwatercorbula zou dan komen te vervallen. Het lastige is dat eenmaal een naam geopperd is zij nadien soms nog moeilijk kan losgelaten of bijgesteld worden en van zodra deze is gelanceerd op het digitale dataplatform "waarneming.nl" of "waarnemingen.be" is zij haast onherroepelijk. *Corbicula amurensis*, met type-lokaliteit in de rivier Amur (Oost-Siberië), is een korfmossel uit een ander genus en is helemaal niet te verwarren met de korfschelp *Potamocorbula amurensis* (Bogatov & Starobogatov 1994).

[6]. Het San Francisco stroomgebied bestaat grosso modo uit drie belangrijke te onderscheiden regio's: 1) de San Francisco Baai, het meest zeewaarts gelegen en van noord naar zuid onderverdeeld in San Pablo Bay, Central Bay, South Bay en Lower South Bay; hier is de mariene invloed het meest uitgesproken; 2) de Suisun Bay met aansluitende kleinere baaiencomplexen en door de Carquinez Strait verbonden met de San Pablo Baai; een intermediaire brakwaterzone; 3) de delta van de Sacramento en San Joaquin rivieren, het verst landinwaarts gelegen en hoofdzakelijk zoetwater (Linville *et al.* 2002, Cloern *et al.* 2017). In de tekst noteren wij gemakshalve meestal alles onder de noemer San Francisco-estuarium. De voor ons meest relevante onderzoeken zijn voornamelijk deze uitgevoerd in de Suisun Baai.

[7]. Deze extra laagjes conchioline zijn de zgn. “periostacal sheets” of “middle conchiolin layers” (Taylor *et al.* 1973: p. 275-276, Lewy & Samtleben 1979). In de schelp van onze inheemse korfschelp *Varicorbula gibba* is dat goed zichtbaar als de rechterklep gebroken wordt. Thompson & Parchaso (2012: p. 17) alluderen in hun conceptueel model van *P. amurensis* op het fenomeen van de extra aanmaak van conchioline bij Corbulidae. Of dit bij de brakwaterkorfschelp ook van dien aard is als bij andere korfschelpen lijkt ons, voortgaande op de bouw van de schelp, geen vanzelfsprekendheid. Aan de onderrand van de kleinere linkerklep daarentegen is wel extra aangroei van conchioline vast te stellen. Deze zogeheten “periostacal flaps” zorgen ervoor dat de linkerklep goed aansluit tegen de grotere rechterklep (Yonge 1946: p. 359-360). Omdat in brakwaterbiotopen geen tepelhorens voorkomen – het zijn in de regel soorten van uitgesproken zandige bodems in kustnabije zeeën – heeft *P. amurensis* tijdens de geologische evolutie en ontwikkeling van haar niche de hogervermelde anti-predator eigenschap misschien niet (of minder uitgesproken) ontwikkeld zoals familiegenoten uit andere genera. Maar hoe alles precies zijn gang is gegaan blijft, zoals zo vaak in de paleoecologie, vrijwel onkenbaar.

[8]. “Brakwater” behelst geen homogeen milieu maar is eigenlijk een overkoepelende benaming voor een aantal conflictsituaties (fysisch-chemisch) tussen mariene- en zoetwaterregimes waarbij vooral het wisselende zoutgehalte een bepalende rol wordt toebedeeld (Den Hartog 1971). Deze saliniteit wordt uitgedrukt in ‰ (promille, ppt – parts per thousand) en wordt meestal berekend uitgaande van de chloriniteit (gram chloride ionen per liter/kg water) met de formule van Knudsen:  $S = 1,805 \text{ Cl}^- + 0,03$ . Tegenwoordig gebruikt men steeds meer de PSU (Practical Salt Unit) waarde. Deze is gebaseerd op het elektrische geleidingsvermogen van zeewater bij 15 °C en is praktisch gezien efficiënter te meten. In estuaria manifesteert zich in stroomopwaartse richting een geleidelijke afname van het zoutgehalte tussen zeewater (langs onze kust schommelend tussen ~34 en ~35 ‰) en zoetwater (< ~0,5 ‰). Het gebied in de rivier waar zout- en zoetwater zich vermengen en het zgn. brakwater zich vormt is niet scherp afgebakend en vertoont een welbepaalde – zowel horizontale als verticale – gradiënt, waarvan de grenzen in tijd en ruimte kunnen verschillen (Caspers 1959). Om enige vat te krijgen op deze brakwatergradiënt werd zij in zones ingedeeld. Wellicht geïnspireerd door het onderzoek

van de Belgische hydrobioloog Paul Van Oye (1921) aan de saliniteit-tolerantie van plankton uit brakwatergebieden in Indonesië was het Redeke die in 1922 de begrippen polyhalien, mesohalien en oligohalien introduceerde (Seegerstråle 1959). Zij vertegenwoordigen respectievelijk de brakwater zones met zoutgehaltes tussen: ~30 en ~18 ‰; ~18 en ~5 ‰; ~5 en ~0,5 ‰. De saliniteitsgrenzen van Redeke (1922) zijn hier lichtjes aangepast in overeenstemming met het Venetië Systeem voor de classificatie van mariene en brakke wateren (Anoniem 1959). In het Schelde-estuarium strekken deze zones zich als volgt uit: polyhalien tussen Sloehaven en Hansweert; mesohalien tussen Hansweert en Burcht; oligohalien tussen Burcht en de Durmemonding; zoetwater stroomopwaarts van de Durmemonding (Van Braeckel *et al.* 2012: p. 13). Maris *et al.* (2014: p. 48-51) en Van Ryckegem *et al.* (2018: p. 13-14) geven een nog meer verfijnde ruimtelijke indeling van de saliniteitsgradiënten in de Zeeschelde. Uiteraard bepalen nog vele andere factoren, zoals hydrografie, hydrologie, geomorfologie, mineralogie, sedimentatieprocessen; samenstelling, fysiologie en gedragsecologie van fauna en flora enz., in sterke mate het karakter van een brakwaterbiotoop. Ook de dynamiek van binnendijkse brakwatergebieden verschilt sterk van deze van aan het getij onderhevige in estuaria (de Jonge 1974). Den Hartog's typologie van "brakwater" leent zich uitstekend voor de integratie van al deze parameters in de definitie van een brakwaterbiotoop of -habitat (Den Hartog 1964b).

[9]. Sedimenten worden op basis van de korrelgrootte in granulometrische klassen onderverdeeld. Sedimentkorrels tussen 2 en 0,063 mm groot heten "zand", tussen 0,063 en 0,004 mm "silt of slib" en deze <0,004 mm "klei". Binnen elke categorie is er telkens nog een aparte onderverdeling in "zeer grof", "grof", "matig fijn", "fijn" en "zeer fijn". Ook grint en grotere keien zijn in het classificatiesysteem opgenomen (Chamley 1995: p. 53-55). Al naar gelang de locatie en de dynamiek van het milieu grijpt er vaak vermenging van sedimenttypes plaats. Zo krijgt men dan bijvoorbeeld slibhoudende zanden, zandig slib, zandige klei enzovoort. Ook dierlijke en plantaardige afbraakproducten (detritus) vermengen zich met het sediment. Feces en pseudofeces van benthische invertebraten die op het substraat afgezet worden (biodepositie) worden eveneens in de bodem opgenomen (Haven & Morales-Alamo 1972). De pellets die te zien zijn in figuur 12 zijn dergelijke biodepositie en in dit geval wellicht afkomstig van de draadworm *Heteromastus filiformis* (Linke 1939: p. 314-318), de talrijkste borstelworm in het Schelde-estuarium (Ysebaert *et al.* 2003). Louter visueel een bodem van zacht substraat in het veld zo precies mogelijk omschrijven is in sommige gevallen dan ook geen sinecure.

[10]. Nerieten uit brakwaterbiotopen van Noordwest-Europa worden vaak beschouwd als een ecotype *littoralis* van de nominaatvorm *Theodoxus fluviatilis*. Op basis van recent materiaal is er echter noch morfologisch noch genetisch een significant onderscheid tussen beide vormen te maken (Zettler *et al.* 2004, Bunje 2005) en worden ze (voorlopig?) als conspecifiek aanzien. Het verschil tussen de biotopen die zij respectievelijk bewonen en hun daaruit voortkomende aparte ecologie is daarentegen wel heel frappant. Meijer

(1988) vermoedt echter dat fossiele nerieten uit estuariene eemafzettingen van het Scheldebekken wellicht alle behoren tot *T. danubialis*. Het recente voornaamste verspreidingsgebied van deze soort – de stroombekkens van Zuidoost-Europa met in het bijzonder dit van de Donau – toont echter geen specifieke affiniteit met brakwatergebieden (Glöer 2019). Maar het is niet ondenkbaar dat *T. danubialis* zich post-Eemiaan – aanvankelijk in glaciële refugia van het Weichseliaan – helemaal heeft teruggetrokken in het zoetwatermilieu en is haar plasticiteit om met wisselende zoutgehalten om te gaan (euryhaliniteit) in het fenotype van de huidige populaties eventueel nog bewaard gebleven (?). De capaciteit daartoe hangt in eerste instantie echter af van de genetische achtergrond van de soort, waarbij de vraag rijst hoelang deze – in geologisch perspectief gezien – “bewaard” blijft. Dit zou dan te vergelijken zijn met hoe tegenwoordig bij ons ingevoerde Ponto-Caspische soorten hun tolerantie voor hogere saliniteiten dan in hun regio van herkomst aan de dag kunnen leggen (Pauli & Briski 2018). Het illustreert tevens het toegenomen belang van brakwater als springplank voor areaaluitbreiding van aquatische exoten. Des te meer omdat in de toekomst als gevolg van klimaatopwarming verzilting van kustnabije wateren en middenlopen van estuaria in laagland stroombekkens zal uitbreiden. Een interessante theoretische reflectie over hoe aquatische invertebraten zich aan een veranderende temperatuur-saliniteit-combinatie kunnen aanpassen werd al gegeven door Kinne (1964). Vermoedelijk past de brakwaterkorfschelp helemaal in Kinne’s plaatje en is de weg naar verdere expansie in de huidige en bij uitbreiding in de toekomstige wellicht veranderende Noordwest-Europese estuariene milieus gegarandeerd. Hierbij werpt zich ook het recent beschreven fenomeen van het hormetisch effect – een proces van adaptatie door geleidelijke fysiologische overgang – op (Costantini *et al.* 2010, Wiesenthal *et al.* 2018).

[11]. Op de keper beschouwd is het misschien niet geheel absurd om te stellen dat een zgn. opportunistische soort eigenlijk ook een vorm van specialisatie kent. Zij is een specialist om een bepaald type opportunist te kunnen zijn. Of is het idee van een “gespecialiseerde opportunist” toch wat een *contradictio in terminis*?

[12]. De Amerikaanse strandschelp *Mulinia lateralis* is een bivalve afkomstig van de oostkust van Noord-Amerika. In 2017 werd zij in het infralitoraal van de Nederlandse Voordelta voor het eerst in Europa vastgesteld. In 2018 is zij tevens in het Eemsestuarium (litoraal), de Waddenzee (litoraal en infralitoraal), de Westerschelde (litoraal), de Grevelingen (binnendijks) en de Oosterschelde (infralitoraal) aangetroffen (Craeymeersch *et al.* 2019, Faasse 2019, Faasse *et al.* 2019). De soort is wellicht in volle opmars en is nu o.a. ook al aan de Belgische kust gevonden (Kerckhof 2019b). Gezien het nogal estuariene “karakter” van deze strandschelp vormt bij ons de Baai van Heist, waar ze ook voorkomt, een uitgelezen biotoop voor deze nieuwkomer (pers. waarneming). Over een juiste Nederlandse naam is al gerapporteerd in de meeste van bovenstaande publicaties. In België werd aanvankelijk *Rangia cuneata* als de Amerikaanse strandschelp geboekstaafd (Vandepitte *et al.* 2012: p. 169). In Nederland

echter bleek zij eerder al de naam brakwater-strandschelp gekregen te hebben (van Lente & de Bruyne 2008). Twee voorstellen voor *M. lateralis* zijn nu weerhouden: Amerikaanse strandschelp en Kleine Amerikaanse strandschelp. Maar waarom opteren we niet gewoon voor de “kleine strandschelp” en laten we Amerikaanse uit haar naam weg? Dit naar analogie van een andere Amerikaanse familiegenoot *Spisula solidissima* die reuzenstrandschelp genoemd wordt (de Bruyne *et al.* 2015: p. 144). Zo vermijden we een beetje dat op de duur een groot aantal exoten het predicaat van telkens dezelfde continenten of landen (Japanse, Amerikaanse, Aziatische, Filipijnse enz.) in hun naam dragen. In de Engelse naam voor *M. lateralis* wordt overigens ook verwezen naar de kleine afmeting van deze strandschelp en wordt zij Dwarf surf clam of Little surf clam genoemd. Nu de biogeografie van soorten die wij de wereld rond aan het verspreiden zijn stilaan moet worden herschreven zal in de naam verwijzen naar de oorspronkelijke herkomst in de (verre) toekomst waarschijnlijk aan betekenis verliezen en vervagen (vgl. het beeld dat wij ontwikkelden over sinds lang ingeburgerde soorten als de Amerikaanse boormossel, strandgaper, brakwatermossel, e.a.). Een goede reden om langer stil te staan bij het verzinnen van een populaire naam en te proberen een originele voor te stellen (bijv. op basis van schelpkenmerken, levenswijze enz.). Sinds lang echter pleiten wij voor een zorgvuldig overwegen bij de keuze van een volksnaam. Jammer dat in de nieuwe Veldgids schelpen (de Bruyne 2020) al té vlug geopteerd werd voor Amerikaanse strandschelp. In sommige wetenschappelijke publicaties worden er tegenwoordig m.b.t. een “vernacular name” al voorstellen gedaan; een goede zaak mits consciëntieus toegepast.

[13]. Door de aanwezigheid van wereldhavens in estuaria komen vaak onverwachte en aanvankelijk onopgemerkte nieuwe introducties van aquatische organismen uit andere werelddelen aan het licht. Vooral bij taxonomisch moeilijkere groepen zal dat het geval zijn. Polycheten zijn daar een voorbeeld van en kunnen het “wormen-plaatje” compliceren. Dit zal in het bijzonder gelden voor de sterk antropogeen beïnvloede, mesohaliene zone van estuaria die zeer vatbaar is voor nieuwe introducties. Ook voortschrijdend biologisch en genetisch onderzoek aan soorten levert nieuwe inzichten op. Vermeende soorten blijken dan vaak uit een moeilijk te ontrafelen en zeer technisch gedefinieerd soorten-complex te bestaan (Fong & Garthwaite 1994). De ambergele zeeduizendpoot *Alitta succinea* is een zgn. kosmopolitische soort die leeft in estuariene milieus. Zij is vastgesteld in twee types habitats: tussen de aangroei van organismen op harde substraten (als epifauna) en in slikbodem ingegraven (als macrobenthos) (Pardo & Dauer 2003). Sato (2013) herbeschrijft deze soort en classificeert haar terug onder het genus *Neanthes* (in WoRMS momenteel niet als dusdanig opgenomen). *Nectoneanthes oxypoda*, vroeger als synoniem van *Neanthes succinea* beschouwd (Wilson 1988), krijgt daarenboven opnieuw de status van volwaardige soort. Bij dit alles zou je kunnen denken dat er m.b.t. de identificatie van de ambergele zeeduizendpoot afkomstig uit Europese estuariene havengebieden toch iets aan de hand kan zijn. Maar dit is uiteraard een louter speculatieve

opwerping. “*Nereis succinea*” is van oudsher bekend uit de Beneden-Zeeschelde (Leloup & Konietzko 1956).

[14]. De term “benthos” is een overkoepelende benaming voor organismen die in de bodem van aquatische ecosystemen leven. Bestudering ervan geschiedt meestal door het uitspoelen van sedimentstalen over zeven met verschillende maaswijdte. Om praktische redenen en om het begrip nauwer te proberen definiëren, heeft men het “benthos” volgens de grootte van de organismen in drie categorieën ingedeeld: microbenthos <0,1 mm, meiobenthos 0,1 tot 0,5 mm en macrobenthos >0,5 mm. Het meiobenthos omvat een interstitiële (tussen de zandkorrels levende) fauna met vertegenwoordigers uit verschillende klassen van mariene invertebraten maar soms betreft het ook heel particuliere diertjes die geen aanverwanten in de macrowereld hebben (d’Hondt 1999). Zoals vaak het geval is, dit geldt zeker voor de Zeeschelde, zijn de rondwormen (Nematoda) de dominant voorkomende groep uit het meiobenthos (Soetaert *et al.* 1994). Het wordt dikwijls vergeten, maar micro-organismen zijn de cruciale basiscomponenten van levensgemeenschappen; zonder hen geen meio- en macrofauna. De aard van het beestje maakt echter dat micro- en meiobenthos meestal ontglippen aan het oog van de doorsnee naturalist.

[15]. Type 8 omvat de categorie nieuwe invasieve kolonisator. Het betreft soorten die uit ver afgelegen gebieden afkomstig zijn en een lange sprongsgewijze afstand aflegden (saltation dispersal) om in het kolonisatiegebied te geraken. Dit is meestal een gevolg van menselijke activiteiten; in ons geval transport van larven in ballastwater van schepen. Zij zijn nieuw voor de regio en hebben een grote impact (ecologisch en economisch) op de omgeving. Ze worden beschouwd als onwenselijke indringers.

[16]. De “propagule pressure” geeft een maat voor het aantal individuen van een niet-inheemse soort dat door toedoen van de mens is vrijgelaten in een nieuw, potentieel te koloniseren gebied. In een aquatisch systeem kunnen de propagules volwassen exemplaren van een soort of vroege ontwikkelingsstadia ervan (bijv. larven) zijn. Een toename aan “propagule pressure” is afhankelijk van: (a) hogere frequentie van blootstelling aan dragers (vectoren) van propagules (bijv. schepen); (b) de grootte van het aantal (levend) vrijgelaten propagules per drager; (c) de kwaliteit (bijv. levensvatbaarheid en -kracht) van de propagules. Dit alles vereist dat bij onopzettelijke invoer de propagules op/in een vector zijn kunnen terechtkomen en het transport naar het nieuwe gebied hebben overleefd. Bij opzettelijke invoer van soorten voor de aquacultuur (bijv. oesters) vertegenwoordigen zij zelf alsook de eventueel meelifende organismen de propagules. Of hoe verweven het allemaal kan zijn. Opmerkelijk bij de “propagule pressure” hypothese is dat de omgevingsfactoren (biotische en abiotische) op het tweede plan komen te staan en niet als dé bepalende factoren voor een succesvolle invasie beschouwd worden.

[17]. Wanneer echter mogen we een geïntroduceerde soort als “ingeburgerd” beschouwen? Bij aankomst van een nieuwkomer is het voor de soort aftasten in welk habitat van de nieuwe omgeving zij het best kan gedijen. Zijn de fysisch-chemische omgevingsfactoren gunstig en hoe zijn de relaties met de plaatselijke fauna en flora? Eenmaal zij haar niche heeft kunnen realiseren en de populatie zich door voortplanting op langere termijn kan handhaven, zou je kunnen spreken van “ingeburgerd” zijn. Voorbeelden hiervan uit de schelpenwereld van het brakwatermilieu in Noordwest-Europa zijn onder andere de vestiging van de strandgaper *Mya arenaria* en de brakwatermossel *Mytilopsis leucophaeta* (Nyst 1835, Raeymaekers 1898). De korfmossels *Corbicula fluminalis* en *C. fluminea* alsook de brakwaterstrandschelp *Rangia cuneata* zijn recentere introducties en soorten die nog volop op de expansieve tour zijn (Swinnen *et al.* 1998, Verween *et al.* 2006, Kerckhof 2019a). Eenmaal “ingeburgerd” worden exoten ook aan nationale soortenlijsten toegevoegd (Hoeksema & Moerdijk 2014, Kattenwinkel 2019) waarmee zij de landelijke biodiversiteit doen toenemen. Het kan verkeren!

[18]. Plankton wordt voornamelijk geïnclassificeerd naar grootte. De meest gangbare indeling is de volgende (naar Dussart 1965):

- femtoplankton	0,02-0,2 $\mu\text{m}$	virussen
- picoplankton	0,2-2,0 $\mu\text{m}$	bacteriën
- nanoplankton	2,0-20 $\mu\text{m}$	kleine flagellaten
- microplankton	20-200 $\mu\text{m}$	protozoa, diatomeeën, dinoflagellaten
- mesoplankton	0,2-20 mm	copepoden
- macrop plankton	2,0-20 cm	krill, pijlwormen
- megaplankton	0,2-2,0 m	kwallen

De dier- en plantengroepen die hier bij de verschillende categorieën genoemd worden zijn slechts voorbeelden uit het gamma dat erin voorkomt (Sieburth *et al.* 1978). Het merendeel van het fytoplankton behoort tot het microplankton, het zoöplankton is meer verdeeld over de verschillende grootteklassen. Vermeldenswaard is ook het meroplankton. Dit zijn de larvale stadia van bentische en epibentische diertjes die, vooraleer zij zich in/op de bodem vestigen, deel uitmaken van het plankton. Ook visietjes behoren tot deze categorie. Organismen met een uitsluitend planktonisch leven worden ingedeeld als holoplankton.

[19]. De brakwatersteurgarnaal *Palaemon varians* is hier een wat apart geval. Zij is karakteristiek voor brakke binnenwateren en getijdenkreeken van de hoge schor (bijv. in het Verdronken land van Saefinghe) (Hampel *et al.* 2003) of beschutte marien-lagunaire biotopen (Heerebout 1974, pers. waarn.). Verondersteld wordt dat de soort in principe niet gedijt in het infralitoraal van de Schelde. Anderzijds is zij in de rivier buitendijks wel talrijk vastgesteld nabij gemalen en industriële waterin-/uitlaatsystemen (Heerebout 1974, Maes *et al.* 1998, 2001, meded. M. Faasse en C. d’Udekem d’Acoz). Opmerkelijk is echter dat Maes *et al.* (1997) *P. varians* wel talrijk vingen in fuiken opgesteld langs de

laagwaterlijn van slikplaten in de Zeeschelde. Betreft het hier (temporele) influxen uit Saeftinghe of uit nabijgelegen havendokken en andere beschutte locaties? Uit onderzoek in een getijdenkreek van de schor op Schiermonnikoog (Waddenzee) is bovendien gebleken dat *P. varians* een zekere getijden-afhankelijke migratie manifesteert tussen het ondiepe landwaartse gedeelte en het diepere meer zeewaarts gelegen deel van een getijdenkreek (Antheunisse *et al.* 1971). In welke mate zoiets op een meer uitgebreide schaal kan plaatsgrijpen in de verbinding Saeftinghe-Zeeschelde is de vraag. Of gaat het om zogenaamde “flush events” waarbij dieren uit meer stroomopwaarts gelegen habitats bij plotse sterke stroming in de waterkolom stroomafwaarts verplaatst worden? Zullen het ruimtelijke voorkomen in het Scheldebekken, de voedsel-ecologie en het foerageergedrag van de brakwatersteurgarnaal (Alliot & Marchand 1985) toelaten om eventueel pelagische en/of benthische stadia van de brakwaterkorfscelp te prederen?

[20]. Het plaatje van de vlokreeftjes en waterpissebedden uit de mesohaliene brakwaterzone van de Schelde is complex en vraagt om enige nuancering. Er komen karakteristieke soorten in voor waaronder ook enkele ingeburgerde exoten. Bij de inheemse vlokreeftjes zijn daar naast het al vermelde slijkgarnaaltje *Corophium volutator* ook *C. arenarius*. De eerste is een echte liefhebber van slik, de tweede verkiest fijn zand als habitat. In de licht brakke, oligohaliene tot zoetwater zone overheerst dan weer een ander slijkgarnaaltje *Apocorophium lacustre* (Cattrijsse *et al.* 1993, Van Braeckel *et al.* 2018). Daarnaast is ook de typische estuariene brakwatersoort *Monocorophium insidiosum* er vastgesteld (Ysebaert *et al.* 2000a). Het is een soort die gebonden is aan vaste (maar niet noodzakelijk harde, stenige) substraten; bijv. gecompacteerd kleibanen en eventueel ook turfbanken (Zettler & Zettler 2017). Verder zijn er onder andere kwelderspringers *Orchestia gammarella* en *O. mediterranea*, brakwatervlokreeft *Gammarus duebeni*, Zaddach's vlokreeft *Gammarus zaddachi* en *Gammarus salinus* (Den Hartog 1963, 1964a). Ook drie euryhaliene marine soorten zijn er talrijk aanwezig: de kniksprietgarnaaltjes *Bathyporeia pilosa* en *B. pelagica* alsook het buldozerkreeftje *Haustorius arenarius*; alle vlokreeftjes met een voorkeur voor fijn zand (Faasse & Stikvoort 2002). Enkele exoten die naast het zoete milieu ook in oligohalien brakwater voorkomen zijn tiggervlokreeft *Gammarus tigrinus*, oevervlokreeft *Orchestia cavimana* en reuzenvlokreeft *Dikerogammarus villosus* (Boets *et al.* 2014). Verder is er de elegante honingvlokreeft *Melita nitida*, een estuariene soort die helemaal gebonden is aan brakwater (Bousfield 1973). Sinds de jaren 1960 heeft de amfipoden-fauna in de Schelde echter sterke veranderingen ondergaan en zijn er veel nieuwe soorten bij gekomen (Platvoet & Pinkster 1995). Dit is enerzijds het gevolg van vernietiging van biotopen en anderzijds door het oprukken van verschillende exoten zoals, naast de al vermelde, ook Kaspische slijkgarnaal *Chelicorophium curvispinum* uit het zoete tot licht brakke milieu, Sexton's slijkgarnaal *Monocorophium sextonae*, estuariene poliepvlv *Incisocalliope aestuarius* en het kleine Stanford's naaldkreeftje *Sinelobus stanfordi*. Het zijn dikwijls ook soorten die afhankelijk zijn van harde substraten en zich in de Schelde ophouden tussen stortsteen langs de oevers of in riffen van de Japanse oester (Faasse & van Moorsel

2003, Wijnhoven *et al.* 2017, Zettler & Zettler 2017). De toename van vastgestelde soorten is wellicht hoofdzakelijk te wijten aan de intensivering van de bemonsteringscampagnes en de grote aandacht voor de antropogene harde substraten (Faasse & Stikvoort 2002), gecombineerd met een toegenomen kennis van crustacea-fauna's. Zo werd in het najaar van 2018 tijdens visbestandopnames in de omgeving van Antwerpen ook één subadult vrouwtje van de Atlantische bruine garnaal *Penaeus aztecus* gevangen (Soors *et al.* 2020). De voorloper van een nieuwe invasie? Inheemse waterpissebedden zijn onder andere lijnpissebed *Cyathura carinata*, ruwstaartige kogelpissebed *Lekanesphaera rugicauda* en de euryhaliene mariene aagaatpissebed *Eurydice pulchra* (Cattrijsse *et al.* 1993). Een aantal niet-inheemse soorten zijn tevens gerapporteerd. Dit zijn de zuiderse waterzeltjes *Proasellus coxalis* en *Proasellus meridianus*, Donaupissebed *Jaera istri* en de brede brakwaterpissebed *Synidotea laticauda*. Deze laatste is een karakteristieke brakwatersoort, de vorige leven in zoet tot oligohalien brakwater (Soors *et al.* 2010, Boets *et al.* 2014).

[21]. Het “shifting baseline syndrome” houdt in dat elke generatie, die is opgegroeid in een bepaald tijdssegment, haar eigen referentiekader ontwikkelt waar zij vroegere constellaties en toekomstige evoluties aan weerspiegelt (Pauly 1995). Hieraan willen wij toevoegen dat ook de metaforen waarin gedacht wordt telkens worden bijgesteld en een weerspiegeling zijn van de tijdsgeest (Chew & Laubichler 2003).

[22]. In de wetenschap dat exoten onoverkomelijk onderdeel worden van de inheemse fauna en flora kan men er met betrekking tot natuurbeheer- en natuurbeschermingsactiviteiten ook op een constructieve wijze mee rekening gaan houden (Ewel & Putz 2004, Schlaepfer *et al.* 2011, Bonanno 2016). De categorieën inheems en niet-inheems komen daarbij verder onder druk te staan (Woods & Moriarty 2001, Shackelford *et al.* 2013, Hill & Hadly 2018). Of evolueren we naar een visie die een soort continuüm tussen inheems en kosmopolitanisme weet te integreren (Gross 2009, Keulartz & van der Weele 2009) en moeten we de biogeografie van sommige soorten gaan herschrijven (Capinha *et al.* 2015)?

## Dankwoord

Wij willen in de eerste plaats Lex Kattenwinkel, Brenda Walles (WMR), Jan Soors (INBO), Tom Van den Neucker (UA), Raf Elst (VMM), Marco Faasse, Mariska van Dam (Rijkswaterstaat), Ingrid Jonckheere, Johan Craeymeersch (WMR), Jetze van Zwol (WMR) en Johnny Teuchies (UA) bedanken voor het delen van hun waarnemingen en het bezorgen van alle bijkomende informatie. Een extra dank ook aan Raf Elst voor het ter beschikking stellen van de foto van juveniele brakwaterkorfschelpen, aan Brenda Walles voor haar toestemming om de data van het WMR-onderzoek uit 2019 te mogen

gebruiken, aan Marco Faasse voor gegevens over de Amerikaanse strandschelp van Baalhoek en aan Cédric d'Udekem d'Acoz en Marco Faasse voor informatie over Crustacea uit de Zeeschelde. Verder dank aan Dirk Nolf voor het verschaffen van documentatie over de Siberische steur, aan Tom Van den Neucker voor opmerkingen over het voorkomen van de blauwe zwemkrab en aan Marc Hansen voor data over de brakwaterstrandschelp. Een dikke merci aan Franky Bauwens, Alfred Anthierens, Cédric d'Udekem d'Acoz, Ingrid Jonckheere, Hans De Blauwe en Marco Faasse voor het aangename gezelschap tijdens de excursies en/of het mee helpen zoeken en inzamelen van brakwaterkorfschelpen op de slikplaten. De bibliotheek van het Vlaams Instituut voor de Zee (in het bijzonder Chilekwa Chisala) zijn wij zeer erkentelijk voor het opzoeken en ter beschikking stellen van talrijke publicaties.

## Summary

In early 2018, numerous specimens of the Brackish-water corbula *Potamocorbula amurensis* were found on mud flats at the right bank of the Beneden-Zeeschelde and Westerschelde. A clam native to the warm to cold-temperate north-west Pacific biogeographical region, where it lives in inshore, estuarine environments. This was the first discovery of the species on the European continent. Since then, several naturalists and research institutions made new findings in the mesohaline and some in the adjacent polyhaline salinity range of the river Schelde, as well as in non-tidal canals and harbour docks in the area. Samples collected during monitoring campaigns did, although initially unrecognized, also contain the species. In this paper we give an overview of the first records of *P. amurensis* in the Schelde-estuary covering the period from 31/3/2018 until 18/10/2019.

362 right valves collected at a mud flat near Liefkenshoek, left bank of the Beneden-Zeeschelde, were measured and the resulting data visualized in a scatterplot and a boxplot. The age of the largest specimens is estimated at minimum 2 and maximum 3-4 years old. Deducing the year of introduction is not obvious because veliger larvae or other juvenile developmental stages usually go unnoticed. From a total of 518 valves gathered at Liefkenshoek, 98 % are right valves. Some parameters that may have influenced this phenomenon are reviewed.

The environment and biotope where *P. amurensis* has been found in the Beneden-Zeeschelde are described in detail. Furthermore, the accompanying macrobenthic fauna is listed in order to obtain a more overall picture of the cohabitants of the Brackish-water corbula in our region. To clarify to what extent the arrival of *P. amurensis* will influence this biotic community, further research is needed. Two other recently introduced bivalves, Wedge rangia *Rangia cuneata* and Little surf clam *Mulinia lateralis*, live at some

localities sympatric with *P. amurensis*. Respectively in non-tidal canals in the Antwerp harbour area and in the most upstream part of the polyhaline zone of the Westerschelde.

Based on research into the impacts on the food web after introduction of the clam in the San Francisco-estuary (USA), we tried to find out if comparable biological impacts on the local fauna could possibly arise in the Schelde. We further put forward the effectiveness of *P. amurensis* as a bioaccumulator of the element selenium and her contribution to the emission of carbon dioxide as a result of the mass production of shells in newly colonized foreign regions.

We also take the opportunity to reflect extensively on some biological and philosophical concepts and points of view regarding invasion biology. Customary ethical stances concerning non-native introduced species are also brought to attention.

## Literatuur

- AARNIO, K.; TÖRNROOS, A.; BJÖRKLUND, C.; BONSDORFF, E. (2015). Food web positioning of a recent coloniser: the North American Harris mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) in the northern Baltic Sea. *Aquatic Invasions* 10(4): 399-413. <https://doi.org/10.3391/ai.2015.10.4.04>
- ADRIAENS, T.; VANDEGEHUCHTE, M.; CASAER, J. (2015). Basisdocument voor het opmaken van een code van goede praktijk (best practice) voor invasieve exoten. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek; INBO.R.2015.7041776. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel: 35 pp.
- ALLENDORE, F.W. (1997). The conservation biologist as zen student. *Conservation Biology* 11(5): 1045-1046. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.97023.x>
- ALLIOT, A.; MARCHAND, J. (1985). Bioécologie de *Palaemonetes varians* dans les marais du Mès. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France* 7(4): 161-175.
- ALPINE, A.E.; CLOERN, J.E. (1992). Trophic interactions and direct physical effects control phytoplankton biomass production in an estuary. *Limnology and Oceanography* 37(5): 946-955. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.5.0946>
- ANONIEM (1959). Final resolution. The Venice system for the classification of marine waters according to salinity. *Archivio di Oceanografia e Limnologia* XI(supplemento): 343-245. <https://doi.org/10.4319/lo.1958.3.3.0346>
- ANTHEUNISSE, L.J.; LAMMENS, J.J.; VAN DEN HOVEN, N.P. (1971). Diurnal activities and tidal migrations of the brackish water prawn *Palaemonetes varians* (Leach) (Decapoda, Caridea). *Crustaceana* 21(2): 203-217. <https://doi.org/10.1163/156854071X00418>

- BAEYENS, W.; VAN ECK, B.; LAMBERT, C.; WOLLAST, R.; GOEYENS, L. (1998). General description of the Scheldt estuary. *Hydrobiologia* 366(1-3): 1-14.  
[https://doi.org/10.1007/978-94-017-3573-5\\_1](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3573-5_1)
- BEHRENS-YAMADA, S.; BOULDING, E.G. (1998). Claw morphology, prey size selection and foraging efficiency in generalist and specialist shell-breaking crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 220(2): 191-211.  
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(97\)00122-6](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00122-6)
- BLUNDON, J.A.; KENNEDY, V.S. (1982). Mechanical and behavioral aspects of blue crab, *Callinectes sapidus* (Rathbun), predation on Chesapeake Bay bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 65(1): 47-65.  
[https://doi.org/10.1016/0022-0981\(82\)90175-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(82)90175-7)
- BOETS, P.; LOCK, K.; ADRIAENS, T.; GOETHALS, P. (2014). Exotische macro-invertebraten in Vlaanderen: Verspreiding en impact op inheemse waterfauna. *Natuur.focus* 13(1): 22-30.
- BOGATOV, V.V.; STAROBOGATOV, Y.I. (1994). Genus *Corbicula* in the Amur river (Bivalvia, Corbiculidae). *Ruthenica* 4(2): 147-150.
- BONANNO, G. (2016). Alien species: to remove or not to remove? That is the question. *Environmental Science & Policy* 59: 67-73.  
<https://doi.org/10.1016/j.envsci.2016.02.011>
- BOUCOT, A. J. (1953). Life and death assemblages among fossils. *American Journal of Science* 251(1): 25-40. <https://doi.org/10.2475/ajs.251.1.25>
- BOUCOT, A.J.; BRACE, W.; DEMAR, R. (1958). Distribution of brachiopod and pelecypod shells by currents. *Journal of Sedimentary Petrology* 28(3): 321-332.  
<https://doi.org/10.1306/74D707EA-2B21-11D7-8648000102C1865D>
- BOUSFIELD, E.L. (1973). *Shallow-water gammaridean amphipoda of New England*. Cornell University Press, Ithaca: 312 pp.
- BREINE, J.; DE BRUYN, A.; GALLE, L.; LAMBEENS, I.; MAES, Y.; VAN THUYNE, G. (2017). Opvolging van het visbestand in het Zeeschelde-estuarium: Viscampagnes 2016. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2017 (20). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel: 86 pp.
- BREINE, J.; MAES, J.; OLLEVIER, F.; STEVENS, M. (2011a). Fish assemblages across a salinity gradient in the Zeeschelde estuary (Belgium). *Belgian Journal of Zoology* 141(2): 21-44.
- BREINE, J.; STEVENS, M.; VAN DEN BERGH, E.; MAES, J. (2011b). A reference list of fish species for a heavily modified transitional water: The Zeeschelde (Belgium). *Belgian Journal of Zoology* 141(1): 44-55.
- BRIGGS, J.C. (2007). Marine biogeography and ecology: invasions and introductions. *Journal of Biogeography* 34(2): 193-198.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01632.x>
- BRIGGS, J.C. (2010). Marine biology: the role of accommodation in shaping marine biodiversity. *Marine Biology* 157(10): 2117-2126.  
<https://doi.org/10.1007/s00227-010-1490-9>

- BRIGGS, J.C. (2014). Invasions, adaptive radiations, and the generation of biodiversity. *Environmental Skeptics and Critics* 3(1): 8-16.
- BRIGHT, C. (1999). Invasive species: pathogens of globalization. *Foreign Policy* 116: 50-64. <https://doi.org/10.2307/1149643>
- BUNJE, P.M. (2005). Pan-European phylogeography of the aquatic snail *Theodoxus fluviatilis* (Gastropoda: Neritidae). *Molecular Ecology* 14(14): 4323-4340. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02703.x>
- CAPINHA, C.; ESSL, F.; SEEBENS, H.; MOSER, D.; PEREIRA, H.M. (2015). The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. *Science* 348(6240): 1248-1251. <https://doi.org/10.1126/science.aaa8913>
- CARDOZO, K.; SUBRAMANIAM, B. (2013). Assembling Asian/American naturecultures: Orientalism and invited invasions. *Journal of Asian American Studies* 16(1): 1-23. <https://doi.org/10.1353/jaas.2013.0006>
- CARLTON, J.T. (1999). Molluscan invasions in marine and estuarine communities. *Malacologia* 41(2): 439-454.
- CARLTON, J.T.; THOMPSON, J.K.; SCHEMEL, L.E.; NICHOLS, F.H. (1990). Remarkable invasion of San Francisco Bay (California, USA) by the Asian clam *Potamocorbula amurensis*. I. Introduction and dispersal. *Marine Ecology Progress Series* 66: 81-94.
- CASPERS, H. (1959). Die Einteilung der Brackwasser-regionen in einem Aestuar. *Archivio di Oceanografia e Limnologia* XI(supplemento): 153-169.
- CATRIJSSE, A.; MEES, J.; HAMERLYNCK, O. (1993). The hyperbenthic Amphipoda and Isopoda of the Voordelta and the Westerschelde estuary. *Cahiers de Biologie Marine* 34(2): 187-200.
- CHAALALI, A.; CHEVILLOT, X.; BEAUGRAND, G.; DAVID, V.; LUCZAK, C.; BOËT, P.; SOTTOLICHIO, A.; SAUTOUR, B. (2013). Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary: A warming and marinisation consequence? *Estuarine Coastal and Shelf Science* 134: 150-161. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.12.004>
- CHAMLEY, H. (1995). *Sédimentologie*. Dunod, Paris: 175 pp.
- CHATTOPADHYAY, D.; RATHIE, A.; DAS, A. (2013). The effect of morphology on postmortem transportation of bivalves and its taphonomic implications. *Palaos* 28(4): 203-209. <https://doi.org/10.2110/palo.2012.p12-103r>
- CHAUVAUD, L.; THOMPSON, J.K.; CLOERN, J.E.; THOUZEAU, G. (2003). Clams as CO<sub>2</sub> generators: the *Potamocorbula amurensis* example in the San Francisco Bay. *Limnology and Oceanography* 48(6): 2086-2092. <https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.6.2086>
- CHEW, M.K.; LAUBICHLER, M.D. (2003). Natural enemies — Metaphor or misconception? *Science* 301(5629): 52-53. <https://doi.org/10.1126/science.1085274>
- CLOERN, J.E.; JASSBY, A.D.; SCHRAGA, T.S.; NEJAD, E.; MARTIN, C. (2017). Ecosystem variability along the estuarine salinity gradient: Examples from long-term study of San Francisco Bay. *Limnology and Oceanography* 62(S1): S272-S291. <https://doi.org/10.1002/lno.10537>

- COAN, E.V. (2002). The eastern Pacific recent species of the Corbulidae (Bivalvia). *Malacologia* 44(1): 47-105.
- COHEN, A.N. (2011). The exotics guide: non-native marine species of the North American Pacific coast. Center for Research on Aquatic Bioinvasions, Richmond, CA, and San Francisco Estuary Institute, Oakland, CA. Revised September 2011. Available from: <http://www.exoticsguide.org>
- COLAUTTI, R.I.; MACISAAC, H.J. (2004). A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions* 10(2): 135-141. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00061.x>
- COSTANTINI, D.; METCALFE, N.B.; MONAGHAN, P. (2010). Ecological processes in a hormetic framework. *Ecology Letters* 13(11): 1435-1447. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01531.x>
- CRAEYMEERSCH, J.A.; FAASSE, M.A.; GHEERARDYN, H.; TROOST, K.; NIJLAND, R.; ENGELBERTS, A.; PERDON, K.J.; VAN DEN ENDE, D.; VAN ZWOL, J. (2019). First records of the dwarf surf clam *Mulinia lateralis* (Say, 1822) in Europe. *Marine Biodiversity Records* 12(5): 1-11. <https://doi.org/10.1186/s41200-019-0164-7>
- CRUTZEN, P.J. (2002). Geology of mankind. *Nature* 415(6867): 23. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-27460-7\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-319-27460-7_10)
- DAVID, V.; SAUTOUR, B.; CHARDY, P. (2007). Successful colonization of the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the oligo-mesohaline area of the Gironde estuary (SW France) – Natural or anthropogenic forcing? *Estuarine Coastal and Shelf Science* 71(3-4): 429-442. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.08.018>
- DAVIS, M.A.; THOMPSON, K. (2000). Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 81(3): 226-230.
- DAY, J.W.; HALL, C.A.S.; KEMP, W.M.; YÁÑEZ-ARANCIBIA, A. (1989). *Estuarine ecology*. Wiley & Sons, New York: 558 pp.
- DE BLAUWE, H. (2017). *Biflustra grandicella* (Canu & Bassler, 1929) een warmteminnend mosdiertje (Bryozoa, Cheilostomata), nieuw voor Nederland en Europa. *De Strandvlo* 37(1): 7-17.
- DE BRUYNE, R.H. (2020). *Veldgids schelpen*. KNNV Uitgeverij, Zeist: 304 pp.
- DE BRUYNE, R.H.; PERK, F.A.; DEKKER, H.; VAN LENTE, I. (2015). *Pluimdragers en Slijkgapers: Nederlandse namen voor onze weekdieren. Herziene systematische naamlijst, met etymologie*. Nederlandse Malacologische Vereniging, Leiden & Stichting ANEMOON, Lisse: 192 pp.
- DE JONGE, V.N. (1974). Classification of brackish coastal inland waters. *Hydrobiological Bulletin* 8(1): 29-39. <https://doi.org/10.1007/BF02254903>
- DE MOOR, G.; LOOTENS, M. (1976). Afzettingen met *Corbicula fluminalis* in het Leie-dal tussen Deinze en St.-Baafs-Vijve. *Natuurwetenschappelijk Tijdschrift* 57: 165-184.
- DE PAUW, C. (1975). Bijdrage tot de kennis van milieu en plankton in het Westerschelde-estuarium. Doctoraatsthesis, Rijksuniversiteit Gent, Faculteit der Wetenschappen. 3 vol.: 380 pp., 145 fig. + 73 tab., 82 pp.

- DEN HARTOG, C. (1963). The amphipods of the deltaic region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area: Part II; the Talitridae. *Netherlands Journal of Sea Research* 2(1): 40-67.  
[https://doi.org/10.1016/0077-7579\(63\)90004-8](https://doi.org/10.1016/0077-7579(63)90004-8)
- DEN HARTOG, C. (1964a). The amphipods of the deltaic region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area: Part III; the Gammaridae. *Netherlands Journal of Sea Research* 2(3): 407-457.  
[https://doi.org/10.1016/0077-7579\(64\)90002-X](https://doi.org/10.1016/0077-7579(64)90002-X)
- DEN HARTOG, C. (1964b). Typologie des Brackwassers. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 10(1-4): 377-390. <https://doi.org/10.1007/BF01626120>
- DEN HARTOG, C. (1971). The border environment between the sea and the fresh water, with special reference to the estuary. *Vie et Milieu* 22(supplément vol. 2): 739-751.
- D'HONDT, J.-L. (1999). *Les invertébrés marins méconnus*. Institut Océanographique, Paris: 444 pp.
- D'UDEKEM D'ACQZ, C.; FAASSE, M.; DUMOULIN, E.; DE BLAUWE, H. (2005). Occurrence of the Asian shrimp *Palaemon macrodactylus* in the southern bight of the North Sea, with a key to the Palaemonidae of north-western Europe (Crustacea: Decapoda: Caridea). *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 22: 95-111.
- DUSSART, B.H. (1965). Les différentes catégories de plancton. *Hydrobiologia* 26(1-2): 72-74. <https://doi.org/10.1007/BF00142255>
- EHRENFELD, J.G. (2010). Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 41: 59-80.  
<https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144650>
- EISMA, D. (1986). Flocculation and de-flocculation of suspended matter in estuaries. *Netherlands Journal of Sea Research* 20(2-3): 183-199.  
[https://doi.org/10.1016/0077-7579\(86\)90041-4](https://doi.org/10.1016/0077-7579(86)90041-4)
- EU (2014). Regulation (EU) No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council of 22 October 2014 on the prevention and management of the introduction and spread of invasive alien species. *Official Journal of the European Union* L317: 35-55.
- EWEL, J.J.; PUTZ, F.E. (2004). A place for alien species in ecosystem restoration. *Frontiers in Ecology and Environment* 2(7): 354-360.  
[https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0354:APFASI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0354:APFASI]2.0.CO;2)
- FAASSE, M. (2019). Amerikaanse strandschelp *Mulinia lateralis* (Say, 1822) in Nederland. *Spirula* 419: 32.
- FAASSE, M.A.; GHEERARDYN, H.; MORYS, C.; VAN HAAREN, T.; YSEBAERT, T.; NIJLAND, R. (2019). The non-indigenous window shell *Theora lubrica* Gould, 1861 (Bivalvia: Cardiida: Semelidae) in the delta area of the Netherlands. *Basteria* 83(1-3): 52-58.
- FAASSE, M.; STIKVOORT, E. (2002). Mariene en estuariene vlokreeftjes van zachte bodems in het deltagebied (Crustacea: Gammaridea). *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 17: 57-86.

- FAASSE, M.; VAN MOORSEL, G. (2003). The North-American amphipods, *Melita nitida* Smith, 1873 and *Incisocalliope aestuarius* (Watling and Maurer, 1973) (Crustacea: Amphipoda: Gammaridea), introduced to the Western Scheldt estuary (The Netherlands). *Aquatic Ecology* 37(1): 13-22.  
<https://doi.org/10.1023/A:1022120729031>
- FEYRER, F.; HERBOLD, B.; MATERN, S.A.; MOYLE, P.B. (2003). Dietary shifts in a stressed fish assemblage: consequences of a bivalve invasion in the San Francisco estuary. *Environmental Biology of Fishes* 67(3): 277-288.  
<https://doi.org/10.1023/A:1025839132274>
- FOCKEDEY, N.; MEES, J. (1999). Feeding of the hyperbenthic mysid *Neomysis integer* in the maximum turbidity zone of the Elbe, Westerschelde and Gironde estuaries. *Journal of Marine Systems* 22(2-3): 207-228.  
[https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(99\)00042-1](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(99)00042-1)
- FONG, P.P.; GARTHWAITE, R.L. (1994). Allozyme electrophoretic analysis of the *Hediste limnicola* - *H. diversicolor* - *H. japonica* species complex (Polychaeta: Nereididae). *Marine Biology* 118(3): 463-470. <https://doi.org/10.1007/BF00350303>
- GALLARDO, B.; ZIERITZ, A.; ALDRIDGE, D.C. (2015). The importance of the human footprint in shaping the global distribution of terrestrial, freshwater and marine invaders. *PLoS ONE* 10(5): e0125801. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125801>
- GBIF.ORG (29 November 2019). GBIF (Global Biodiversity Information Facility) Occurrence Download. <https://doi.org/10.15468/dl.lc0dll>
- GLOBAL INVASIVE SPECIES DATABASE (2020). Species profile *Potamocorbula amurensis*. Available from: <http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=136>
- GLÖER, P. (2019). *The freshwater gastropods of the West-Palaearctis: Volume I. Fresh- and brackish waters except spring and subterranean snails*. Muchow, Neustadt/Holstein: 399 pp.
- GOLLASCH, S. (2006). Overview on introduced aquatic species in European navigational and adjacent waters. *Helgoland Marine Research* 60: 84-89.  
<https://doi.org/10.1007/s10152-006-0022-y>
- GOTELLI, N.J.; COLWELL, R.K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4(4): 379-391. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>
- GREENE, V.E.; SULLIVAN, L.J.; THOMPSON, J.K.; KIMMERER, W.J. (2011). Grazing impact of the invasive clam *Corbula amurensis* on the microplankton assemblage of the northern San Francisco estuary. *Marine Ecology Progress Series* 431: 183-193.  
<https://doi.org/10.3354/meps09099>
- GROENEWOLD, S.; DANKERS, N.M.J.A. (2002). ECOSLIB: De ecologische rol van slib. Alterra-rapport 519. Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen: 72 pp.
- GROSS, M. (2009). Further towards a continuum between nativism and cosmopolitanism. *in*: Drenthen, M.; Keulartz, J.; Proctor, J. (eds). *New Visions of Nature: Complexity and authenticity*. Springer, Dordrecht: p. 257-263.

- [https://doi.org/10.1007/978-90-481-2611-8\\_19](https://doi.org/10.1007/978-90-481-2611-8_19)
- HAILA, Y.; KOUKI, J. (1994). The phenomenon of biodiversity in conservation biology. *Annales Zoologici Fennici* 31: 5-18.
- HALET, F. (1933). Sur la présence de couches à *Corbicula fluminalis* Müller aux environs de Saint-Denis-Westrem. *Bulletin de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie* 43: 111-116.
- HAMPEL, H.; CATRIJSSE, A.; VINCX, M. (2003). Tidal, diel, and semi-lunar changes in the faunal assemblage of an intertidal salt marsh creek. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 56(3-4): 795-805. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00296-2](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00296-2)
- HAVEN, D.S.; MORALES-ALAMO, R. (1968). Occurrence and transport of faecal pellets in suspension in a tidal estuary. *Sedimentary Geology* 2(2): 141-151. [https://doi.org/10.1016/0037-0738\(68\)90033-X](https://doi.org/10.1016/0037-0738(68)90033-X)
- HAVEN, D.S.; MORALES-ALAMO, R. (1972). Biodeposition as a factor in sedimentation of fine suspended solids in estuaries. *in*: Nelson, B.W. (ed.). Environmental framework of coastal plain estuaries: Based on presentations at the symposium on estuaries, 18<sup>th</sup> annual meeting of the southeastern section, The Geological Society of America, Columbia, South Carolina, April 10 and 11, 1969. The Geological Society of America, Boulder. *Memoir* 133: 121-130. <https://doi.org/10.1130/MEM133-p121>
- HEEREBOUT, G.R. (1974). Distribution and ecology of the Decapoda Natantia of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. *Netherlands Journal of Sea Research* 8(1): 73-93. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(74\)90027-1](https://doi.org/10.1016/0077-7579(74)90027-1)
- HEGER, T.; SAUL, W.-C.; TREPL, L. (2013). What biological invasions 'are' is a matter of perspective. *Journal for Nature Conservation* 21(2): 93-96. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.11.002>
- HERMAN, P.M.J.; HEIP, C.H.R. (1999). Biogeochemistry of the MAXimum TURbidity Zone of Estuaries (MATURE): some conclusions. *Journal of Marine Systems* 22(2-3): 89-104. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(99\)00034-2](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(99)00034-2)
- HERTWECK, G. (1994). Zonation of benthos and lebensspuren in the tidal flats of the Jade Bay, Southern North Sea. *Senckenbergiana Maritima* 24(1-6): 157-170.
- HILL, A.P.; HADLY, E.A. (2018). Rethinking "native" in the anthropocene. *Frontiers in Earth Science* 6: Article96. <https://doi.org/10.3389/feart.2018.00096>
- HOEKSEMA, D.F.; MOERDIJK, P.W. (2014). Nederlandse mollusk, ja of nee? Scherpere opnamecriteria voor de recente lijst van de mariene weekdierfauna. *Spirula* 40(1): 206-208.
- HULME, P.E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology* 46(1): 10-18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x>
- IUCN (2000). IUCN Guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. *Aliens: The Invasive Species Bulletin* 11(Special Issue): 1-12.
- KAMENEV, G.M.; NEKRASOV, D.A. (2012). Bivalve fauna and distribution in the Amur River estuary — a warm-water ecosystem in the cold-water Pacific region. *Marine Ecology Progress Series* 455: 195-210. <https://doi.org/10.3354/meps09679>

- KARDON, G. (1998). Evidence from the fossil record of an antipredatory exaptation: conchiolin layers in corbulid bivalves. *Evolution* 52(1): 68-79.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb05139.x>
- KATTENWINKEL, A.H. (2019). Eerste waarneming van de Brakwatercorbula *Potamocorbula amurensis* (Schrenk, 1861) in Europa. *Spirula* 419: 33-36.
- KERCKHOF, F. (2019a). De brakwaterstrandschelp *Rangia cuneata* G.B. Sowerby I, 1832 heeft nu ook de kustzone bereikt. *De Strandvlo* 39(3-4): 89-91.
- KERCKHOF, F. (2019b). *Mulinia lateralis* (Say, 1822) de Kleine Amerikaanse strandschelp nu ook in België. *De Strandvlo* 39(1): 4-9.
- KETTUNEN, M.; GENOVESI, P.; GOLLASCH, S.; PAGAD, S.; STARFINGER, U.; TEN BRINK, P.; SHINE, C. (2008). Technical support to EU strategy on invasive alien species (IAS) - Assessment of the impacts of IAS in Europe and the EU (final module report for the European Commission). Institute for European Environmental Policy (IEEP), Brussels, Belgium: 44 pp. + Annexes.
- KEULARTZ, J.; VAN DER WEELE, C. (2009). Between nativism and cosmopolitanism: framing and reframing in invasion biology. *in*: Drenthen, M.; Keulartz, J.; Proctor, J. (eds). *New Visions of Nature: Complexity and authenticity*. Springer, Dordrecht: p. 237-256. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-2611-8\\_18](https://doi.org/10.1007/978-90-481-2611-8_18)
- KIMMERER, W.J. (2006). Response of anchovies dampens effects of the invasive bivalve *Corbula amurensis* on the San Francisco estuary foodweb. *Marine Ecology Progress Series* 324: 207-218. <https://doi.org/10.3354/meps324207>
- KIMMERER, W.J.; GARTSIDE, E.; ORSI, J.J. (1994). Predation by an introduced clam as the likely cause of substantial declines in zooplankton of San Francisco Bay. *Marine Ecology Progress Series* 113: 81-93. <https://doi.org/10.3354/meps113081>
- KIMMERER, W.J.; THOMPSON, J.K. (2014). Phytoplankton growth balanced by clam and zooplankton grazing and net transport into the low-salinity zone of the San Francisco estuary. *Estuaries and Coasts* 37(5): 1202-1218.  
<https://doi.org/10.1007/s12237-013-9753-6>
- KINNE, O. (1964). Non-genetic adaptation to temperature and salinity. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 9(1-4): 433-457.  
<https://doi.org/10.1007/BF01610056>
- KOGUT, N.J. (2008). Overbite clams, *Corbula amurensis*, defecated alive by white sturgeon, *Acipenser transmontanus*. *California Fish and Game* 94(3): 143-149.
- KONIEZKO, B. (1953). Notes sur les oligochètes de Belgique. I. Eaux saumâtres du Bas-Escaut. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 29(43): 1-14.
- KOTTELAT, M.; FREYHOF, J. (2007). *Handbook of European Freshwater Fishes*. Kottelat, Cornol and Freyhof, Berlin: xiv + 646 pp.  
<https://doi.org/10.1007/s10228-007-0012-3>
- KRISTENSEN, I. (1957). Differences in density and growth in a cockel population in the Dutch wadden Sea. PhD Rijksuniversiteit Leiden, faculteit wis- en natuurkunde: 103 pp.

- KÜHN, I.; KOWARIK, I.; KOLLMANN, J.; STARFINGER, U.; BACHER, S.; BLACKBURN, T.M.; BUSTAMANTE, R.O.; CELESTI-GRAPOW, L.; CHYTRÝ, M.; COLAUTTI, R.I.; ESSL, F.; FOXCROFT, L.C.; GARCÍA-BERTHOUS, E.; GOLLASCH, S.; HIERRO, J.; HUFBAUER, R.A.; HULME, P.E.; JAROŠÍK, V.; JESCHKE, J.M.; KARRER, G.; MACK, R.N.; MOLOFSKY, J.; MURRAY, B.R.; NENTWIG, W.; OSBORNE, B.; PYŠEK, P.; RABITSCH, W.; REJMÁNEK, M.; ROQUES, A.; SHAW, R.; SOL, D.; VILÀ, M.; VAN KLEUNEN, M.; VON DER LIPPE, M.; WOLFE, L.M.; PENEV, L. (2011). Open minded and open access: introducing NeoBiota, a new peer-reviewed journal of biological invasions. *NeoBiota* 9: 1-12.  
<https://doi.org/10.3897/neobiota.9.1835>
- LACKEY, R.T. (2001). Values, policy, and ecosystem health. *BioScience* 51(6): 437-443.  
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0437:VPAEH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0437:VPAEH]2.0.CO;2)
- LAMB, M.P.; DE LEEUW, J.; FISCHER, W.W.; MOODIE, A.J.; VENDETTI, J.G.; NITTROUER, J.A.; HAUGHT, D.; PARKER, G. (2020). Mud in rivers transported as flocculated and suspended bed material. *Nature Geoscience* 13: 566-570 + suppl. data [pp.].  
<https://doi.org/10.1038/s41561-020-0602-5>
- LARSON, B.M.H. (2005). The war of the roses: demilitarizing invasion biology. *Frontiers in Ecology and Environment* 3(9): 495-500.  
[https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0495:TWOTRD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0495:TWOTRD]2.0.CO;2)
- LARSON, B.M.H. (2011). *Metaphors for Environmental Sustainability: Redefining our Relationship with Nature*. Yale University Press, New Haven: 301 pp.
- LEE, B.-G.; LEE, J.-S.; LUOMA, S.N. (2006). Comparison of Selenium bioaccumulation in the clams *Corbicula fluminea* and *Potamocorbula amurensis*: a bioenergetic modeling approach. *Environmental Toxicology and Chemistry* 25(7): 1933-1940.  
<https://doi.org/10.1897/05-540R.1>
- LELOUP, E.; KONIETZKO, B. (1956). Recherches biologiques sur les eaux saumâtres du Bas-Escaut. *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 132: 1-100, 5 pl.
- LEPPÄKOSKI, E.; GOLLASCH, S.; OLENIN, S. (2002). Alien species in European waters. **in**: Leppäkoski, E.; Gollasch, S.; Olenin, S. (eds) *Invasive aquatic species of Europe: Distribution, impacts and management*. Kluwer, Dordrecht: p. 1-6.  
[https://doi.org/10.1007/978-94-015-9956-6\\_1](https://doi.org/10.1007/978-94-015-9956-6_1)
- LESSARD, J.-P.; BORREGAARD, M.K.; FORDYCE, J.A.; RAHBK, C.; WEISER, M.D.; DUNN, R.R.; SANDERS, N.J. (2012). Strong influence of regional species pools on continent-wide structuring of local communities. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 279(1727): 266-274.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0552>
- LEVY, Y.; MEIRE, D.; MOSTAERT, F. (2018). MONEOS, metingen halftij-eb in de Beneden-Zeeschelde: Factual data rapport 2015. Versie 4.0. WL Rapporten, 13\_084\_3. Waterbouwkundig Laboratorium, Antwerpen: 27 pp. + bijlagen B1-B17.
- LEWY, Z.; SAMTLEBEN, C. (1979). Functional morphology and palaeontological significance of the conchiolin layers in corbulid pelecypods. *Lethaia* 12(4): 341-351.  
<https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1979.tb01019.x>

- LIEBHOLD, A.M.; BROCKERHOFF, E.G.; KIMBERLEY, M. (2017). Depletion of heterogeneous source species pools predicts future invasion rates. *Journal of Applied Ecology* 54(6): 1968-1977. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12895>
- LINKE, O. (1939). Die Biota des Jadebusenwattes. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 1(3): 201-348. <https://doi.org/10.1007/BF02242420>
- LINVILLE, R.G.; LUOMA, S.N.; CUTTER, L.; CUTTER, G.A. (2002). Increased selenium threat as a result of invasion of the exotic bivalve *Potamocorbula amurensis* into the San Francisco Bay-Delta. *Aquatic Toxicology* 57(1-2): 51-64. [https://doi.org/10.1016/S0166-445X\(01\)00265-X](https://doi.org/10.1016/S0166-445X(01)00265-X)
- LOCKWOOD, J.L.; CASSEY, P.; BLACKBURN, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 20(5): 223-228. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.004>
- LOVVORN, J.R.; DE LA CRUZ, S.E.W.; TAKEKAWA, J.Y.; SHASKEY, L.E.; RICHMAN, S.E. (2013). Niche overlap, threshold food densities, and limits to prey depletion for a diving duck assemblage in an estuarine bay. *Marine Ecology Progress Series* 476: 251-268. <https://doi.org/10.3354/meps10104>
- LOWE, S.; BROWNE, M.; BOUDJELAS, S.; DE POORTER, M. (2000). *100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the Global Invasive Species Database*. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), Auckland, New Zealand: 12 pp. [First published as special lift-out in *Aliens* 12, December 2000. Updated and reprinted version: November 2004].
- MAES, J.; DE BRABANDERE, L.; OLLEVIER, F.; MEES, J. (2003). The diet and consumption of dominant fish species in the upper Scheldt estuary, Belgium. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83(3): 603-612. <https://doi.org/10.1017/S0025315403007537H>
- MAES, J.; PAS, J.; TAILLIEU, A.; VAN DAMME, P.A.; OLLEVIER, F. (2001). Sampling of fish and crustaceans at the cooling water intake of an estuarine power plant: a comparison with stow net fishery. *Archive of Fishery and Marine Research* 49(1): 27-36.
- MAES, J.; TACKX, M.; SOETAERT, K. (2005). The predation impact of juvenile herring *Clupea harengus* and sprat *Sprattus sprattus* on estuarine zooplankton. *Hydrobiologia* 540(1-3): 225-235. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-7146-3>
- MAES, J.; TAILLIEU, A.; VAN DAMME, P.A.; COTTENIE, K.; OLLEVIER, F. (1998). Seasonal patterns in the fish and crustacean community of a turbid temperate estuary (Zeeschelde estuary, Belgium). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 47(2): 143-151. <https://doi.org/10.1006/ecss.1998.0350>
- MAES, J.; TAILLIEU, A.; VAN DAMME, P.A.; OLLEVIER, F. (1997). The composition of the fish and crustacean community of the Zeeschelde estuary (Belgium). *Belgian Journal of Zoology* 127(1): 47-55.
- MALM, A.; HORNBERG, A. (2014). The geology of mankind? A critique of the Anthropocene narrative. *The Anthropocene Review* 1(1): 62-69.

<https://doi.org/10.1177%2F2053019613516291>

- MARIS, T.; BRUENS, A.; VAN DUREN, L.; VROOM, J.; HOLZHAUER, H.; DE JONGE, M.; VAN DAMME, S.; NOLTE, A.; KUIJPER, K.; TAAL, M.; JEUKEN, C.; KROMKAMP, J.; VAN WESENBEECK, B.; VAN RYCKEGEM, G.; VAN DEN BERGH, E.; WIJNHOFEN, S.; MEIRE, P. (2014). Evaluatiemethodiek Schelde-estuarium. Update 2014. Report Ecosystem Management Research Group ECOBE, 014-R175. Deltares/Ecosystem Management Research Group/NIOZ/INBO, [s.l.]: 356 pp.
- MARTIN-KAYE, P. (1951). Sorting of lamellibranch valves on beaches in Trinidad, B.W.I. *Geological Magazine* 88(6): 432-434. <https://doi.org/10.1017/S0016756800069995>
- MCCABE, D.J.; GOTELLI, N.J. (2000). Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. *Oecologia* 124(2): 270-279. <https://doi.org/10.1007/s004420000369>
- MEES, J.; CATTRIJSSE, A.; HAMERLYNCK, O. (1993). Distribution and abundance of shallow-water hyperbenthic mysids (Crustacea, Mysidacea) and euphausiids (Crustacea, Euphausiacea) in the Voordelta and the Westerschelde, southwest Netherlands. *Cahiers de Biologie Marine* 34(2): 165-186.
- MEIJER, T. (1988). Fossiele zoetwaternerieten uit het Nederlandse Kwartair en enkele opmerkingen over het voorkomen van deze groep in het Kwartair van Noordwest Europa. *De Kreukel* (Jubileumnummer): 89-108, 1 pl.
- MEIRE, P.; YSEBAERT, T.; VAN DAMME, S.; VAN DEN BERGH, E.; MARIS, T.; STRUYF, E. (2005). The Scheldt estuary: a description of a changing ecosystem. *Hydrobiologia* 540(1-3): 1-11. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-0896-8>
- MENARD, H.W.; BOUCOT, A.J. (1951). Experiments on the movement of shells by water. *American Journal of Science* 249(2): 131-151. <https://doi.org/10.2475/ajs.249.2.131>
- MIALET, B.; AZÉMAR, F.; MARIS, T.; SOSSOU, C.; RUIZ, P.; LIONARD, M.; VAN DAMME, S.; LECERF, A.; MUYLAERT, K.; TOUMI, N.; MEIRE, P.; TACKX, M. (2010). Spatial spring distribution of the copepod *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in a restoring estuary, the Scheldt (Belgium). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 88(1): 116-124. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.03.018>
- MIALET, B.; GOUZOU, J.; AZÉMAR, F.; MARIS, T.; SOSSOU, C.; TOUMI, N.; VAN DAMME, S.; MEIRE, P.; TACKX, M. (2011). Response of zooplankton to improving water quality in the Scheldt estuary (Belgium). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 93(1): 47-57. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.03.015>
- MOONEY, H.A.; CLELAND, E.E. (2001). The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98(10): 5446-5451. <https://doi.org/10.1073/pnas.091093398>
- MUYLAERT, K.; SABBE, K.; VYVERMAN, W. (2009). Changes in phytoplankton diversity and community composition along the salinity gradient of the Schelde estuary (Belgium/The Netherlands). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 82(2): 335-340. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.01.024>

- MUYLAERT, K.; VAN NIEUWERBURGH, L.; SABBE, K.; VYVERMAN, W. (2002). Microphytobenthos communities in the freshwater tidal to brackish reaches of the Schelde estuary (Belgium). *Belgian Journal of Botany* 135(1-2): 15-26.
- NAESS, A. (1993). Intrinsic value: Will the defenders of nature please rise. *in*: Reed, P.; Rothenberg, D. (eds.). *Wisdom in the open air: The Norwegian roots of deep ecology*. University of Minnesota Press, Minneapolis: p. 70-82.
- NEUMANN, A.C.; GEBELEIN, C.D.; SCOFFIN, T.P. (1970). The composition, structure and erodability of subtidal mats, Abaco, Bahamas. *Journal of Sedimentary Petrology* 40(1): 274-297.  
<https://doi.org/10.1306/74D71F2D-2B21-11D7-8648000102C1865D>
- NICHOLS, M.; DIAZ, R.J.; SCHAFFNER, L.C. (1990). Effects of hopper dredging and sediment dispersion, Chesapeake Bay. *Environmental Geology and Water Sciences* 15(1): 31-43. <https://doi.org/10.1007/BF01704879>
- NICOLINI, M.H.; PENRY, D.L. (2000). Spawning, fertilization, and larval development of *Potamocorbula amurensis* (Mollusca: Bivalvia) from San Francisco Bay, California. *Pacific Science* 54(4): 377-388.
- NYST, P.-H. (1835). Lecture: Mollusques. *Bulletins de l'Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles* II: 235-236, 1 pl.
- OKUTANI, T. (ed.) (2000). *Marine mollusks in Japan*. Tokai University Press, Tokyo: 1173 pp.
- ORTON, J.H. (1926). On the rate of growth of *Cardium edule*. Part I. Experimental observations. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 14(2): 239-280.
- PANOV, V.; GOLLASCH, S.; LEPPÄKOSKI, E.; OLENIN, S. (2002). International cooperation in aquatic invasive species research, information exchange and management in Europe. *Aquatic Invaders* 13(4): 1-5.
- PAPACOSTAS, K.J.; RIELLY-CARROLL, E.W.; GEORGIAN, S.E.; LONG, D.J.; PRINCIOTTA, S.D.; QUATTRINI, A.M.; REUTER, K.E.; FREESTONE, A.L. (2017). Biological mechanisms of marine invasions. *Marine Ecology Progress Series* 565: 251-268 + suppl. 1-57. <https://doi.org/10.3354/meps12001>
- PARCHASO, F.; THOMPSON, J.K. (2002). Influence of hydrologic processes on reproduction of the introduced bivalve *Potamocorbula amurensis* in northern San Francisco Bay, California. *Pacific Science* 56(3): 329-345.  
<https://doi.org/10.1353/psc.2002.0027>
- PARDO, E.V.; DAUER, D.M. (2003). Particle size selection in individuals from epifaunal versus infaunal populations of the nereidid polychaete *Neanthes succinea* (Polychaeta: Nereididae). *Hydrobiologia* 496(1-3): 355-360.  
<https://doi.org/10.1023/A:1026181823273>
- PAULI, N.-C.; BRISKI, E. (2018). Euryhalinity of Ponto-Caspian invaders in their native and introduced regions. *Aquatic Invasions* 13(4): 439-447.  
<http://dx.doi.org/10.3391/ai.2018.13.4.02>

- PAULY, D. (1995). Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends in Ecology & Evolution* 10(10): 430. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(00\)89171-5](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(00)89171-5)
- PEREYRA, P.J. (2016). Revisiting the use of the invasive species concept: An empirical approach. *Austral Ecology* 41(5): 519-528. <https://doi.org/10.1111/aec.12340>
- PLATVOET, D.; PINKSTER, S. (1995). Changes in the amphipod fauna (Crustacea) of the Rhine, Meuse and Scheldt estuary due to the 'Delta Plan' coastal engineering works. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 29(1): 5-30. <https://doi.org/10.1007/BF02061786>
- POSTMA, H.; KALLE, K. (1955). Die Entstehung von Trübungsazonen im Unterlauf der Flüsse, speziell im Hinblick auf die Verhältnisse in der Unterelbe. *Deutsche Hydrographische Zeitschrift* 8(4): 137-144. <https://doi.org/10.1007/BF02019810>
- POULTON, V.K.; LOVVORN, J.R.; TAKEKAWA, J.Y. (2002). Clam density and scaup feeding behavior in San Pablo Bay, California. *The Condor* 104(3): 518-527. <https://doi.org/10.1093/condor/104.3.518>
- R CORE TEAM (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from: <http://www.R-project.org/>
- RAEYMAEKERS, D. (1898). Époque à laquelle « *Mya arenaria* » a disparu de la région du Bas-Escaut belge. *Annales de la Société Royale Malacologique de Belgique* XXX(1895): V-XI.
- RAHEL, F.J.; OLDEN, J.D. (2008). Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology* 22(3): 521-533. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00950.x>
- REDEKE, H.C. (1922). Zur Biologie der niederländischen Brackwassertypen (Ein Beitrag zur regionalen Limnologie). *Bijdragen tot de Dierkunde (Amsterdam)* 22: 329-335. <https://doi.org/10.1163/26660644-02201043>
- REINFELDER, J.R.; WANG, W.-X.; LUOMA, S.N.; FISHER, N.S. (1997). Assimilation efficiencies and turnover rates of trace elements in marine bivalves: a comparison of oysters, clams and mussels. *Marine Biology* 129(3): 443-452. <https://doi.org/10.1007/s002270050185>
- RHOADS, D.C. (1974). Organism-sediment relations on the muddy sea floor. *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review* 12: 263-300.
- RICCIARDI, A.; HOOPES, M.F.; MARCHETTI, M.P.; LOCKWOOD, J.L. (2013). Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecological Monographs* 83(3): 263-282. <https://doi.org/10.1890/13-0183.1>
- RICHMAN, S.E.; LOVVORN, J.R. (2004). Relative foraging value to lesser scaup ducks of native and exotic clams from San Francisco Bay. *Ecological Applications* 14(4): 1217-1231. <https://doi.org/10.1890/03-5032>
- RICHTER, R. (1922). Flachseebeobachtungen zur Paläontologie und Geologie. III-VI. *Senckenbergiana* IV(5): 103-141, 1 Tafel.
- RIISGÅRD, H.U.; SCHOTGE, P. (2007). Surface deposit feeding versus filter feeding in the amphipod *Corophium volutator*. *Marine Biology Research* 3(6): 421-427.

<https://doi.org/10.1080/17451000701696302>

ROY, H.E.; BACHER, S.; ESSL, F.; ADRIAENS, T.; ALDRIDGE, D.C.; BISHOP, J.D.D.; BLACKBURN, T.M.; BRANQUART, E.; BRODIE, J.; CARBONERAS, C.; COTTIER-COOK, E.J.; COPP, G.H.; DEAN, H.J.; EILENBERG, J.; GALLARDO, B.; GARCIA, M.; GARCÍA-BERTHOU, E.; GENOVESI, P.; HULME, P.E.; KENIS, M.; KERCKHOF, F.; KETTUNEN, M.; MINCHIN, D.; NENTWIG, W.; NIETO, A.; PERGL, J.; PEScott, O.L.; PEYTON, J.M.; PRED, C.; ROQUES, A.; RORKE, S.L.; SCALERA, R.; SCHINDLER, S.; SCHÖNRÖGGE, K.; SEWELL, J.; SOLARZ, W.; STEWART, A.J.A.; TRICARICO, E.; VANDERHOEVEN, S.; VAN DER VELDE, G.; VILÀ, M.; WOOD, C.A.; ZENETOS, A.; RABITSCH, W. (2019). Developing a list of invasive alien species likely to threaten biodiversity and ecosystems in the European Union. *Global Change Biology* 25(3): 1032-1048.

<https://doi.org/10.1111/gcb.14527>

ROY, H.E.; RABITSCH, W.; SCALERA, R. (eds) (2020). Study on Invasive Alien Species – Development of risk assessments to tackle priority species and enhance prevention. Contract No 07.0202/2018/788519/ETU/ENV.D2. Final Report, executive summary and annexes. Publications Office of the European Union, Luxembourg: 80 pp. + annexes [pp.]. Available from:

<https://op.europa.eu/en/publication-detail/-/publication/3b8cdf6d-6e48-11ea-b735-01aa75ed71a1/language-en/format-PDF/source-search>

ROY, H.E.; RABITSCH, W.; SCALERA, R.; STEWART, A.; GALLARDO, B.; GENOVESI, P.; ESSL, F.; ADRIAENS, T.; BACHER, S.; BOOY, O.; BRANQUART, E.; BRUNEL, S.; COPP, G.H.; DEAN, H.; D'HONDT, B.; JOSEFSSON, M.; KENIS, M.; KETTUNEN, M.; LINNAMAGI, M.; LUCY, F.; MARTINO, A.; MOORE, N.; NENTWIG, W.; NIETO, A.; PERGL, J.; PEYTON, J.; ROQUES, A.; SCHINDLER, S.; SCHÖNRÖGGE, K.; SOLARZ, W.; STEBBING, P.D.; TRICHKOVA, T.; VANDERHOEVEN, S.; VAN VALKENBURG, J.; ZENETOS, A. (2018). Developing a framework of minimum standards for the risk assessment of alien species. *Journal of Applied Ecology* 55(2): 526-538.

<https://doi.org/10.1111/1365-2664.13025>

ROZENZWEIG, M.L. (2001). The four questions: What does the introduction of exotic species do to diversity? *Evolutionary Ecology Research* 3(3): 361-367.

RSTUDIO TEAM (2019). RStudio: Integrated Development for R. RStudio Inc., Boston, MA. Available from: <http://www.rstudio.com/>

RYU, J.; KHIM, J.S.; CHOI, J.-W.; SHIN, H.C.; AN, S.; PARK, J.; KANG, D.; LEE, C.-H.; KOH, C.-H. (2011). Environmentally associated spatial changes of a macrozoobenthic community in the Saemangeum tidal flat, Korea. *Journal of Sea Research* 65(4): 390-400. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.03.003>

SAKAI, A.K.; ALLENDORF, F.W.; HOLT, J.S.; LODGE, D.M.; MOLOFSKY, J.; WITH, K.A.; BAUGHMAN, S.; CABIN, R.J.; COHEN, J.E.; ELLSTRAND, N.C.; MCCAULEY, D.E.; O'NEIL, P.; PARKER, I.M.; THOMPSON, J.N.; WELLER, S.G. (2001). The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 305-332. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037>

- SATO, S. (2006). Drastic change of bivalves and gastropods caused by the huge reclamation projects in Japan and Korea. *Plankton & Benthos Research* 1(3): 123-137. <https://doi.org/10.3800/pbr.1.123>
- SATO, M. (2013). Resurrection of the genus *Nectoneanthes* Imajima, 1972 (Nereididae: Polychaeta), with redescription of *Nectoneanthes oxyroda* (Marenzeller, 1879) and description of a new species, comparing them to *Neanthes succinea* (Leuckart, 1847). *Journal of Natural History* 47(1-2): 1-50. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.743609>
- SATO, S.; AZUMA, M. (2002). Ecological and paleoecological implications of the rapid increase and decrease of an introduced bivalve *Potamocorbula* sp. after the construction of a reclamation dike in Isahaya Bay, western Kyushu, Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 185(3-4): 369-378. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(02\)00423-6](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(02)00423-6)
- SATO, M.; KOH, C.-H. (2004). Biological richness of the Asian tidal flats and its crisis by human impacts. *in*: Hong, S.-K.; Lee, J.A.; Ihm, B.-S.; Farina, A.; Son, Y.; Kim, E.-S.; Choe, J.C. (eds). *Ecological issues in a changing world: Status, response and strategy*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: p. 135-155. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2689-8\\_9](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2689-8_9)
- SAX, D.F.; GAINES, S.D. (2003). Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology & Evolution* 18(11): 561-566. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00224-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00224-6)
- SAX, D.F.; STACHOWICZ, J.J.; BROWN, J.H.; BRUNO, J.F.; DAWSON, M.N.; GAINES, S.D.; GROSBERG, R.K.; HASTINGS, A.; HOLT, R.D.; MAYFIELD, M.M.; O'CONNOR, M.I.; RICE, W.R. (2007). Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 22(9): 465-471. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.06.009>
- SCHERER, B.; REISE, K. (1981). Significant predation on micro- and macrobenthos by the crab *Carcinus maenas* L. in the wadden sea. *Kieler Meeresforschungen* 5: 490-500.
- SCHLAEPFER, M.A.; SAX, D.F.; OLDEN, J.D. (2011). The potential conservation value of non-native species. *Conservation Biology* 25(3): 428-437. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01646.x>
- SCHLAEPFER, M.A.; SHERMAN, P.W.; BLOSSEY, B.; RUNGE, M.C. (2005). Introduced species as evolutionary traps. *Ecology Letters* 8(3): 241-246. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00730.x>
- SCHLEKAT, C.E.; DOWDLE, P.R.; LEE, B.-G.; LUOMA, S.N.; OREMLAND, R.S. (2000). Bioavailability of particle-associated Se to the bivalve *Potamocorbula amurensis*. *Environmental Science and Technology* 34(21): 4504-4510. <https://doi.org/10.1021/es001013f>
- SCHWARZ, A. (1932). Der tierische Einfluß auf die Meeressedimente (besonders auf die Beziehungen zwischen Frachtung, Ablagerung und Zusammensetzung von Wattensedimenten). *Senckenbergiana* 14(3): 118-172.

- SEEBENS, H.; BLACKBURN, T.M.; DYER, E.E.; GENOVESI, P.; HULME, P.E.; JESCHKE, J.M.; PAGAD, S.; PYŠEK, P.; VAN KLEUNEN, M.; WINTER, M.; ANSONG, M.; ARIANOUTSOU, M.; BACHER, S.; BLASIUS, B.; BROCKERHOFF, E.G.; BRUNDU, G.; CAPINHA, C.; CHARLOTTE E. CAUSTON, C.E.; CELESTI-GRAPOW, L.; DAWSON, W.; DULLINGER, S.; ECONOMO, E.P.; FUENTES, N.; GUÉNARD, B.; JÄGER, H.; KARTESZ, J.; KENIS, M.; KÜHN, I.; LENZNER, B.; LIEBHOLD, A.M.; MOSENA, A.; MOSER, D.; NENTWIG, W.; NISHINO, M.; PEARMAN, D.; PERGL, J.; RABITSCH, W.; ROJAS-SANDOVAL, J.; ROQUES, A.; RORKE, S.; ROSSINELLI, S.; ROY, H.E.; SCALERA, R.; SCHINDLER, S.; ŠTAJEROVÁ, K.; TOKARSKA-GUZIĆ, B.; WALKER, K.; WARD, D.F.; YAMANAKA, T.; ESSL, F. (2018). Global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115(10): E2264-E2273. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719429115>
- SEGERSTRÅLE, S.G. (1959). Brackishwater classification: a historical survey. *Archivio di Oceanografia e Limnologia* XI(supplemento): 7-33.
- SELGE, S.; FISCHER, A. (2011). How people familiarize themselves with complex ecological concepts—anchoring of social representations of invasive non-native species. *Journal of Community & Applied Social Psychology* 21(4): 297-311. <https://doi.org/10.1002/casp.1075>
- SEYS, J.; VINCX, M.; MEIRE, P. (1999a). Macrobenothos van de Zeeschelde, met bijzondere aandacht voor het voorkomen en de rol van Oligochaeta. Rapport Instituut voor Natuurbehoud IN 99/4. Instituut voor Natuurbehoud, Brussel: 81 pp. + appendices [pp.].
- SEYS, J.; VINCX, M.; MEIRE, P. (1999b). Spatial distribution of oligochaetes (Clitellata) in the tidal freshwater and brackish parts of the Schelde estuary (Belgium). *Hydrobiologia* 406: 119-132. <https://doi.org/10.1023/A:1003751512971>
- SHACKELFORD, N.; HOBBS, R.J.; HELLER, N.E.; HALLETT, L.M.; SEASTEDT, T.R. (2013). Finding a middle-ground: The native/non-native debate. *Biological Conservation* 158: 55-62. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.08.020>
- SHIMOYAMA, S.; FUJISAKA, H. (1992). A new interpretation of the left/right phenomenon during spatial diffusion and transport of bivalve shells. *The Journal of Geology* 100(3): 291-304. <https://doi.org/10.1086/629633>
- SHIMOYAMA, S.; HAMANO, T. (1990). The effect of oxygen-deficient water on the molluscan thanatocoenosis in Hakata Bay. *in*: Robba, E. (ed.). Proceedings of the fourth symposium on ecology and paleontology of benthic communities, Sorrento, 1-5 November 1988. Museo Regionale di Scienze Naturali di Trino, Trino: p. 753-772.
- SIEBURTH, J.MCN.; SMETACEK, V.; LENZ, J. (1978). Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography* 23(6): 1256-1263. <https://doi.org/10.4319/lo.1978.23.6.1256>
- SIMBERLOFF, D. (2009). The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40: 81-102. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>

- SOETAERT, K.; VINCX, M.; WITTOECK, J.; TULKENS, M.; VAN GANSBEKE, D. (1994). Spatial patterns of Westerschelde meiobenthos. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 39(4): 367-388. <https://doi.org/10.1006/ecss.1994.1070>
- SOORS, J.; BREINE, J.; D'UDEKEM D'ACQZ, C.; VAN DEN BERGH, E.; VAN DE MEUTTER, F.; TERRIE, T. (2020). *Penaeus aztecus* Ives, 1891 (Crustacea, Decapoda), in the Scheldt estuary (Belgium): Isolated record or forerunner of a penaeid invasion? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 530-531: 151437. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151437>
- SOORS, J.; FAASSE, M.; STEVENS, M.; VERBESSEM, I.; DE REGGE, N.; VAN DEN BERGH, E. (2010). New crustacean invaders in the Schelde estuary (Belgium). *Belgian Journal of Zoology* 140(1): 3-10.
- SOULÉ, M.E. (1990). The onslaught of alien species, and other challenges in the coming decades. *Conservation Biology* 4(3): 233-239. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1990.tb00283.x>
- SPEYBROECK, J.; DE REGGE, N.; SOORS, J.; TERRIE, T.; VAN RYCKEGEM, G.; VAN BRAECKEL, A.; VAN DEN BERGH, E. (2014). Monitoring van het macrobenthos van de Zeeschelde en haar getij- onderhevige zijrivieren (1999-2010). Beschrijvend overzicht van historische gegevens (1999, 2002, 2005) en eerste cyclus van nieuwe strategie (2008, 2009, 2010). Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek INBO.R.2014.1717661. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel: 93 pp.
- STREFTARIS, N.; ZENETOS, A.; PAPATHANASSIOU, E. (2005). Globalisation in marine ecosystems: the story of non-indigenous marine species across European seas. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 43: 419-453.
- SWINNEN, F.; LEYNEN, M.; SABLON, R.; DUVIVIER, L.; VANMAELE, R. (1998). The Asiatic clam *Corbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) in Belgium. *Bulletin van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Biologie* 68: 47-53.
- TACKX, M.L.M.; DE PAUW, N.; VAN MIEGHEM, R.; AZÉMAR, F.; HANNOUTI, A.; VAN DAMME, S.; FIERS, F.; DARO, N.; MEIRE, P. (2004). Zooplankton in the Schelde estuary, Belgium and The Netherlands. Spatial and temporal patterns. *Journal of Plankton Research* 26(2): 133-141. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbh016>
- TAVERNIER, R.; DE MOOR, G. (1975). L'évolution du bassin de l'Escaut. *in: Macar, P. (ed.). L'évolution quaternaire des bassins fluviaux de la mer du Nord méridionale: Centenaire de la société géologique de Belgique, Liège 9-13 septembre 1974*. Société géologique de Belgique, Liège: p. 159-231.
- TAYLOR, J.D.; KENNEDY, W.J.; HALL, A. (1973). The shell structure and mineralogy of the bivalvia: II. Lucinacea – Clavagellacea: Conclusions. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology* 22(9): 253-294, 33 figs., 22 tabs., 15 pls.
- TESENS, B. (2006). Voedselécologie van tafeleenden op de Zeeschelde. *Vogelnieuws* 7: 28-30.

- THOMPSON, J.K.; KOSEFF, J.R.; MONISMITH, S.G.; LUCAS, L.V. (2008). Shallow water processes govern system-wide phytoplankton bloom dynamics: A field study. *Journal of Marine Systems* 74(1-2): 153-166. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.12.006>
- THOMPSON, J.K.; PARCHASO, F. (2012). Conceptual Model for *Potamocorbula amurensis*. DRERIP Conceptual Model. Sacramento (CA). Ecosystem Restoration Program. Available from: [http://www.dfg.ca.gov/erp/conceptual\\_models.asp](http://www.dfg.ca.gov/erp/conceptual_models.asp)
- TIMM, T. (2012). Estonian Enchytraeidae: 4. Sublittoral Enchytraeidae (Annelida, Oligochaeta) in the eastern Baltic Sea. *Estonian Journal of Ecology* 61(3): 157-172. <http://doi.org/10.3176/eco.2012.3.01>
- TYS, D. (2015). Vikingen aan zee? *De Grote Rede* 41: 15-20.
- VAN BRAECKEL, A.; COEN, L.; PEETERS, P.; PLANCKE, Y.; MIKKELSEN, J.; VAN DEN BERGH, E. (2012). Historische evolutie van Zeescheldehabitats. Kwantitatieve en kwalitatieve analyse van invloedsfactoren. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2012 (59). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel i.s.m. het Waterbouwkundig Laboratorium, Antwerpen: xxiv + 125 p.
- VAN BRAECKEL A.; ELSSEN, R.; VAN RYCKEGEM, G. (2019). MONEOS monitoringsoverzicht en 1<sup>ste</sup> lijnsrapportage geomorfologie en diversiteit habitats . Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2019 (33). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel: 66 p. <http://doi.org/10.21436/inbor.16703072>
- VAN BRAECKEL, A.; SPEYBROECK, J.; VANOVERBEKE, J.; VAN RYCKEGEM, G.; VAN DEN BERGH, E. (2018). Habitatmapping Zeeschelde subtidaal: relatie tussen bodemdieren en hydro- en morfodynamiek. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2018 (91). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel: 99 pp. <http://doi.org/10.21436/inbor.15709116>
- VAN DE MEUTTER, F.; BEZDENJESNIJ, O.; DE REGGE, N.; MAES, J.; SOORS, J.; SPEYBROECK, J.; VAN DEN BERGH, E.; VAN RYCKEGEM, G. (2019). The cross-shore distribution of epibenthic predators and its effect on zonation of intertidal macrobenthos: a case study in the river Scheldt. *Hydrobiologia* 846(1): 123-133. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-04056-5>
- VAN HAAREN, T.; SOORS, J. (2013). *Aquatic oligochaeta of The Netherlands and Belgium*. KNNV Publishing, Zeist: 302 pp.
- VAN LENTE, I.; DE BRUYNE, R.H. (2008). Brakwater-strandschelp *Rangia cuneata*: nieuw voor Nederland; gevonden in het IJ bij Amsterdam! *Voelspriet* 7(1): 1.
- VAN MEEL, L. (1958). Études hydrobiologiques des eaux saumâtres de Belgique: I. L'Escaut à Liefkenshoek (Doel). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 34(4): 1-60, 1 tab.
- VAN NIEULANDE, F.; RAAD, H.; FAASSE, M. (2006). De exotische zeepok *Megabalanus coccopoma* (Darwin, 1854) autochtoon voorkomend bij Borssele. *Het Zeepaard* 66(6): 174-176.
- VAN OYE, P. (1921). Note sur les micro-organismes de l'eau saumâtre du Vieux Port de Batavia (Java). *Annales de Biologie Lacustre* 10: 207-216.

- VAN RYCKEGEM, G.; DE REGGE, N.; VAN DEN BERGH, E. (2006). Voedseleecologie en gedrag van overwinterende watervogels langs de Zeeschelde: een methodologische studie. Rapport INBO.R.2006.28. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel: 111 pp.
- VAN RYCKEGEM, G.; VAN BRAECKEL, A.; ELSSEN, R.; SPEYBROECK, J.; VANDEVOORDE, B.; MERTENS, W.; BREINE, J.; SPANOGHE, G.; BEZDENJESNIJ, O.; BUERMES, D.; DE BEUKELAER, J.; DE REGGE, N.; HESSEL, K.; LEFRANC, C.; SOORS, J.; TERRIE, T.; VAN LIEROP, F.; VAN DEN BERGH, E. (2018). MONEOS – Geïntegreerd datarapport INBO: Toestand Zeeschelde 2017: Monitoringoverzicht en 1<sup>ste</sup> lijnsrapportage geomorfologie, diversiteit habitats en diversiteit soorten. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2018 (74). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel: 198 pp. <https://doi.org/10.21436/inbor.15000892>
- VAN RYCKEGEM, G.; VANOVERBEKE, J.; VAN BRAECKEL, A.; SPEYBROECK, J.; HERMANS, E.; VAN DEN BERGH, E. (2017). Habitatmapping: foerageren van overwinterende watervogels op de slikken van de Zeeschelde. Eerstelijnsanalyse van voorkomen en foerageergedrag van eenden in gebieden met verschillende waterdynamiek. Rapporten INBO 2017 (36). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel: 57 pp. <https://doi.org/10.21436/inbor.12797753>
- VANDENBRUWAENE, W.; VANLEDE, J.; PLANCKE, Y.; VERWAEST, T.; MOSTAERT, F. (2016). Slibbalans Zeeschelde: Deelrapport 4 – Historische evolutie SPM. Versie 6.0. WL Rapporten, 00\_029\_4. Waterbouwkundig Laboratorium & Antea, Antwerpen: 74 pp. + appendix A1-A4.
- VANDEPITTE, L.; DE POORTER, D.; LESCRAUWAET, A.-K.; FOCKEY, N.; MEES, J. (eds) (2012). *Niet-inheemse soorten van het Belgisch deel van de Noordzee en aanpalende estuaria*. VLIZ Special Publication 59. Vlaams Instituut voor de Zee, Oostende, België: 371 pp.
- VELLEND, M.; HARMON, L.J.; LOCKWOOD, J.L.; MAYFIELD, M.M.; RANDALL HUGHES, A.; WARES, J.P.; SAX, D.F. (2007). Effects of exotic species on evolutionary diversification. *Trends in Ecology & Evolution* 22(9): 481-488. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.02.017>
- VERWEEN, A.; KERCKHOF, F.; VINCX, M.; DEGRAER, S. (2006). First European record of the invasive brackish water clam *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1831) (Mollusca: Bivalvia). *Aquatic Invasions* 1(4): 198-203.
- VINCENT, G. (1888). Découverte de *Cyrena fluminalis*, Müll., dans les alluvions de l'Escaut. *Annales de la Société Royale Malacologique de Belgique; Bulletin des Séances XXIII*(4<sup>ème</sup> Sér., Tome III): XXXI-XXXII.
- WALLES, B.; BRUMMELHUIS, E.; YSEBAERT, T. (2020). TO monitoring bodemdieren en slibgehalte bij het schor van Bath. Wageningen Marine Research rapport C050/20. Wageningen Marine Research, Yerseke: 49 pp. <https://doi.org/10.18174/523394>
- WALTHER, G.-R.; ROQUES, A.; HULME, P.E.; SYKES, M.T.; PYŠEK, P.; KÜHN, I.; ZOBEL, M. (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution* 24(12): 686-693. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.008>

- WIESENTHAL, A.A.; MÜLLER, C.; HILDEBRANDT, J.-P. (2018). Potential modes of range shifts in euryhaline snails from the Baltic Sea and fresh water lakes in northern Germany. *Hydrobiologia* 811(1): 339-350.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-017-3501-z>
- WIJNHOFEN, S.; GITTENBERGER, A.; FAASSE, M.; SCHELLEKENS, T. (2017). Overview alien species monitoring in the Western Scheldt: Current status of monitoring efforts and presence of alien species among macrofauna and algae. Ecoauthor Report Series 2017 - 01, Heinkenszand: 56 pp.
- WILSON, R.S. (1988). Synonymy of the genus *Nectoneanthes* Imajima, 1972, with *Neanthes* Kinberg, 1866 (Polychaeta: Nereididae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 101(1): 4-10.
- WINDER, M.; JASSBY, A.D.; MAC NALLY, R. (2011). Synergies between climate anomalies and hydrological modifications facilitate estuarine biotic invasions. *Ecology Letters* 14(8): 749-757. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01635.x>
- WÓJCIK-FUDAŁEWSKA, D.J.; NORMANT-SAREMBA, M.; KOLASA, A.; ANASTÁCIO, P.M. (2019). Diet and feeding ecology of *Eriocheir sinensis* on the Polish coast of the Baltic Sea and in the Tagus estuary, Portugal. *Oceanological and Hydrobiological Studies* 48(3): 236-246. <https://doi.org/10.2478/ohs-2019-0021>
- WOLFF, W.J. (2005). Non-indigenous marine and estuarine species in The Netherlands. *Zoologische Mededelingen* 79(1): 1-116.
- WOODS, M.; MORIARTY, P.V. (2001). Strangers in a strange land: the problem of exotic species. *Environmental Values* 10(2): 163-191.  
<https://doi.org/10.3197/096327101129340796>
- WU, J.; LOUCKS, O.L. (1995). From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigmshift in ecology. *Quarterly Review of Biology* 70(4): 439-466.  
<https://doi.org/10.1086/419172>
- YONGE, C.M. (1946). On the habits and adaptations of *Aloidis (Corbula) gibba*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 26(3): 358-376.  
<https://doi.org/10.1017/S0025315400012182>
- YSEBAERT, T.; DE NEVE, L.; MEIRE, P. (2000a). The subtidal macrobenthos in the mesohaline part of the Schelde Estuary (Belgium): influenced by man? *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 80(4): 587-597.  
<https://doi.org/10.1017/S002531540000240X>
- YSEBAERT, T.; FETTWEIS, M.; MEIRE, P.; SAS, M. (2005). Benthic variability in intertidal soft-sediments in the mesohaline part of the Schelde estuary. *Hydrobiologia* 540(1-3): 197-216. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-7144-5>
- YSEBAERT, T.; HERMAN, P.M.J.; MEIRE, P.; CRAEYMEERSCH, J.; VERBEEK, H.; HEIP, C.H.R. (2003). Large-scale spatial patterns in estuaries: estuarine macrobenthic communities in the Schelde estuary, NW Europe. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 57(1-2): 335-355. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00359-1](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00359-1)
- YSEBAERT, T.; MEININGER, P.L.; MEIRE, P.; DEVOS, K.; BERREVOETS, C.M.; STRUCKER, R.C.W.; KUIJKEN, E. (2000b). Waterbird communities along the estuarine salinity

- gradient of the Schelde estuary, NW-Europe. *Biodiversity and Conservation* 9(9): 1275-1296. <https://doi.org/10.1023/A:1008976306651>
- YSEBAERT, T.J.; MEIRE, P.; DE BLOCK, M.; DE REGGE, N.; SOORS, J. (1997). A first record of *Marenzelleria viridis* (Verril, 1873) (Polychaeta, Spionidae) in the Schelde estuary (Belgium). *Biologisch Jaarboek Dodonaea* 64: 176-181.
- ZETTLER, M.L.; FRANKOWSKI, J.; BOCHERT, R.; RÖHNER, M. (2004). Morphological and ecological features of *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758) from Baltic brackish water and German freshwater populations. *Journal of Conchology* 38(3): 305-316.
- ZETTLER, M.L.; ZETTLER, A. (2017). *Marine and freshwater Amphipoda from the Baltic Sea and adjacent territories*. Die Tierwelt Deutschlands, 83. Teil, herausgegeben. ConchBooks, Harxheim: 845 pp.
- ZEUG, S.C.; BRODSKY, A.; KOGUT, N.; STEWART, A.R.; MERZ, J.E. (2014). Ancient fish and recent invaders: white sturgeon *Acipenser transmontanus* diet response to invasive-species-mediated changes in a benthic prey assemblage. *Marine Ecology Progress Series* 514: 163-174. <https://doi.org/10.3354/meps11002>
- ZHONGYAN, Q. (ed.) (2004). *Seashells of China*. China Ocean Press, Beijing: 418 pp., 193 pls.

**edumoulin@belgacom.net**  
**langerart.ward@gmail.com**



