

De bruikbaarheid van de klepstandmonitor op *Ensis directus* ten behoeve van de monitoring van aan zandwinning gerelateerde effecten.

R. Witbaard<sub>1</sub> & Pauline Kamermans<sub>2</sub>



1; NIOZ, Postbus 59 1790 AB den Burg Texel  
2; IMARES, Postbus 77, 4400 AB Yerseke

Opdrachtgever; RWS

NIOZ rapport 2009-10  
1 oktober 2010

<b>1. INLEIDING</b> .....	<b>3</b>
Achtergrond .....	3
De klepstand monitor .....	4
Leeswijzer .....	4
<b>2 TECHNISCHE ONTWIKKELING KLEPSTANDMONITOR <i>ENSIS</i></b> .....	<b>5</b>
Tests sensor houders <i>Ensis</i> monitor .....	5
Temperatuur gevoeligheid sensoren.....	6
Laboratorium tests met <i>Ensis directus</i> .....	7
De "principe" test.....	7
Duur-metingen .....	7
Experiment-1; 15-17 september, Batch 1.....	8
Experiment-2 18-23 september, Batch-1 .....	9
Experiment 3 25-30 september 2009, Batch 2.....	10
Veldtest-NIOZ haven.....	11
Mortaliteit.....	13
<b>3. CLEARANCE RATE BEPALING EN RELATIE KLEPSTAND</b> .....	<b>14</b>
METHODE .....	15
Wat is de filtratiesnelheid van <i>Ensis</i> bij verschillende algen en slibconcentraties?.....	15
Relatie tussen filtratiesnelheid en klepstand .....	17
Relatie tussen slibbelasting en klepstand .....	17
RESULTATEN.....	18
Filtratiesnelheid van <i>Ensis directus</i> bij verschillende algen en slibconcentraties.....	18
Relatie tussen filtratiesnelheid en klepstand .....	21
Relatie tussen slibbelasting en klepstand .....	23
<b>4. DISCUSSIE &amp; CONCLUSIES</b> .....	<b>27</b>
Filtratiesnelheden.....	27
Pseudofaeces .....	27
<b>5. AANBEVELINGEN</b> .....	<b>30</b>
I. <i>In situ</i> proeven .....	30
II. Groei bij optimaal algenaanbod.....	30
III. Groei bij verschillende slib en algenconcentraties .....	30
<b>6. Dankwoord</b> .....	<b>30</b>
<b>7. LITERATUUR OVERZICHT <i>ENSIS DIRECTUS</i></b> .....	<b>31</b>
Taxonomie .....	31
Verspreiding en Habitat .....	31
Habitat .....	32
Ecologie/biologie.....	34
Dichtheden .....	34
Biomassa.....	34
Voortplanting. ....	34
Leeftijd en groei .....	35
Ecologische effecten.....	36
<b>8. Geciteerde literatuur</b> .....	<b>37</b>
<b>9. Bijlage I</b> , .....	<b>43</b>

## 1. INLEIDING.

In het kader van de MER verplichting m.b.t zandwinning en suppletie bestaat de verplichting om onderzoek te doen naar de effecten van deze ingrepen op het ecosysteem. Rijkswaterstaat en de baggersector hebben zich verenigd in de stichting "la Mer" die onder andere tot doel heeft onderzoek naar de ecologische effecten te onderzoeken en te begeleiden.

Belangrijkst geacht effect van de ingreep is de verhoging van de hoeveelheid zwevend stof in het water. Dit kan directe en indirecte gevolgen hebben op zowel primaire als secundaire productie. Omdat in de kustzone *Ensis directus* inmiddels een dominante soort is geworden waarop door hogere trofische nivo's gevoerd wordt, is de vraag gesteld of de verhoogde slibbelasting ook een effect op deze soort heeft.

Om dit te onderzoeken is voorgesteld om in de toekomst *in-situ* de klep-bewegings-activiteit van deze soort te gaan volgen met de verwachting dat uit dergelijke metingen verbanden tussen slibbelasting en filter-activiteit kunnen worden gelegd. In dit concept wordt klepactiviteit van *Ensis* gebruikt om een indruk te krijgen van de mate van verstoring door extra geresuspendeerd materiaal in de waterkolom als gevolg van bijvoorbeeld zandsuppleties. In het huidige rapport wordt verslag gedaan van een pilot studie waarin is onderzocht in hoeverre het bestaande klepstand concept toegepast kan worden op *Ensis directus* en in hoeverre de gedragsreacties van *Ensis directus* überhaupt iets kunnen zeggen over de mate van slibbelasting en fourageer gedrag.

### Achtergrond

Het meten van de klepbewegingen kan gebeuren met een zogenaamde klepstand monitor. Aangenomen wordt dat de mate van opening van schelpkleppen informatie geeft over het filtratie gedrag van het betrokken schelpdier. Door dit verband zou het dus mogelijk zijn effecten van zwevend stof op het gedrag van schelpdieren te achterhalen. Hiermee kan inzicht verkregen worden over eventuele neveneffecten op schelpdierrespons van extra slib dat door zandwinning en suppletie in het water is gebracht.

De Klepstand monitor is ontwikkeld voor de mossel (*Mytilus edulis*). Mossels zetten zich met behulp van byssus draden vast op harde ondergronden waardoor zij een ideaal testorganisme vormen omdat ze weinig extra eisen stellen aan hun omgeving. Daardoor zijn er weinig extra voorzieningen nodig om de dieren in een zo natuurlijk mogelijke situatie te transplanteren.

*Ensis directus* is echter de dominante soort in het kustgebied en ecologische effecten van extra slib kunnen daardoor veel verder dragende ecologische gevolgen hebben. Indien er een gedragsrespons van *Ensis* bestaat in de vorm van een gewijzigde openings toestand van zijn schelpkleppen onder invloed van extra slib in de water kolom, dan zou de klepstand monitor een ideaal instrument kunnen zijn om langdurige gedrags effecten van verhoogde slibconcentraties te registreren. In combinatie met ander onderzoek zou hiermee inzicht verkregen kunnen worden in mogelijke ecologische effecten van verhoogde slibconcentraties op de secundaire productie door *Ensis*. Uit onderzoek bij *Arctica islandica* bleek dat de frequentie waarin siphonen open stonden schelp en weefsel groei zeer sterk gerelateerd waren (Witbaard et al, 1997). Activiteit lijkt een belangrijke factor te zijn die groei mede bepaald.

Hoewel de bruikbaarheid van de klepstandmonitor voor *Mytilus edulis* al vast stond heeft de opdrachtgever de voorkeur om het klepstand concept aan te passen op *Ensis directus*. Reden hiervoor is dat niet duidelijk is in hoeverre *Mytilus* een zelfde functionele respons heeft als *Ensis* en het dus twijfelachtig is in hoeverre de klepstand respons van *Mytilus* indicatief is voor de respons van *Ensis*.

Daarnaast levert onderzoek aan *Ensis* de zo zeer nodige basis-gegevens op met betrekking tot zijn ecologie en invloed op het kust ecosysteem. Het is immers in zeer korte tijd de meest algemene soort in de Nederlandse kustzone geworden.

*Ensis directus* is een soort die ingegraven leeft. Bij gevaar kunnen deze dieren zich zeer snel en diep in het sediment terugtrekken. Voor schelpdieren die ingegraven leven, geldt dat ze zich buiten hun natuurlijke sediment niet op hun gemak voelen. Ze zullen blijven proberen zich in te graven wat zal interfereren met de gedragingen (filtratie en klepstand activiteit) die we willen bestuderen. Door de extra graafactiviteit zal de energie consumptie toenemen en zal de groei achterblijven ten opzichte van ingegraven dieren. Het is daarom

zaak een opstelling te ontwikkelen waarin *Ensis* individuen in de meest natuurlijke houding en situatie getransplanteerd kunnen worden, en waarin bovenal de bestaande techniek van de klepstand monitor toegepast kan worden.

Daarnaast heeft *Ensis* een zogenaamd "gapende" schelp. Dit wil zeggen dat, zelfs wanneer de sluitspieren volledig aangespannen zijn, de kleppen nooit volledig gesloten zijn. Dit heeft als consequentie dat indien het dier gaat filtreren de klepstand minimaal zal gaan afwijken van de "gesloten" toestand. Er moet dus in deze pilot studie gekeken worden in hoeverre dit voldoende mogelijkheden biedt om nauwkeurig en in voldoende detail de activiteit van de dieren te kunnen registreren. Daarnaast dient inzicht verkregen te worden m.b.t. de effectiviteit van de opstelling en de ecologische informatie die daarmee verzameld kan worden.

#### **De klepstand monitor.**

Het principe van de klepstandmonitor is gebaseerd op het meten van electromagnetische veldsterkte tussen twee spoeltjes. Op de buitenkant van iedere schelpklep wordt een spoeltje bevestigd, zodanig dat ze recht tegen over elkaar zitten. Het spoeltje is door coaxkabels aan een datalogger c.q. energiebron bevestigd. Met een van te voren ingestelde frequentie wordt door een spoeltje een electrisch pulsje gestuurd. Rondom het spoeltje ontstaat een electromagnetisch veld. De sterkte van dit veld wordt waargenomen in het andere spoeltje. Doorslaggevend voor de sterkte van het gemeten signaal is daarbij de afstand die de twee spoeltjes ten opzichte van elkaar hebben. De veldsterkte is daarmee dus een maat voor de afstand van de schelpkleppen. Het is geen absolute afstand, maar een relatieve afstand en kan worden uitgedrukt als percentage, van het signaal wanneer de kleppen maximaal open staan. Klepstand is dus een relatieve maat. De huidige klepstand monitor kan simultaan 8 sets van spoeltjes aansturen en veldsterktes registreren. Signaal sterkte wordt als integer waarden opgeslagen op een geheugen kaart. Aan iedere meting zijn datum en tijd gekoppeld. Door deze tijds koppeling kunnen klepactiviteit en klepstand van individuele dieren in de tijd gevolgd worden en eventueel gerelateerd worden aan andere (a)biotische simultaan gemeten grootheden. Samengevat kan er gesteld worden dat er met behulp van de klepstand monitor wordt gekeken naar de gedragsrespons van 8 individuele dieren.

#### **Leeswijzer**

Het hierna volgende verslag valt in drie inhoudelijke delen uiteen.

In het eerste deel wordt ingegaan en verslag gedaan van de acties die ondernomen zijn om de bestaande klepstand monitor voor de gewone mossel (*Mytilus edulis*) aan te passen en geschikt te maken voor de Amerikaanse zwaardschede (*Ensis directus*), met als uiteindelijk doel de aangepaste monitor in het veld in te zetten om daarmee relaties tussen gedrag groei en abiotiek te kunnen bepalen.

In het tweede deel van het verslag worden de resultaten van een laboratorium studie weergegeven. Dit deel van het onderzoek had tot doel schattingen te genereren van filtratiesnelheden van *Ensis* alsmede de bepaling van het effect van verhoogde slib concentraties op die filtratie snelheid. Als onderdeel hiervan is ook gekeken of er een relatie bestaat tussen filtratiesnelheid en de openings toestand van de siphonen van iedere schelp.

Het derde deel van het verslag geeft een overzicht van literatuur met betrekking tot *Ensis directus*.

## 2 TECHNISCHE ONTWIKKELING KLEPSTANDMONITOR *ENSIS*.

### Tests sensor houders *Ensis* monitor.

De voor de mossel ontwikkelde klepstand sensoren zijn groot en niet geschikt om te gebruiken voor een soort zoals *Ensis directus* die ingegraven in de bodem leeft. Vermoed wordt dat relatief grote sensor houders, graafbewegingen zouden belemmeren. Er is daarom gezocht naar kleinere sensoren die toch op een uitwisselbare wijze op de schelp gemonteerd kunnen worden. Hiertoe zijn de oorspronkelijke sensorspoeltjes vervangen door nog veel kleinere modellen. Daarnaast zijn deze spoeltjes op een andere wijze bekabeld en aangehecht. Voor gebruik op *Ensis directus* zijn de nieuwe veel kleinere spoeltjes ingegoten in een met lijm gevulde krimpkous. Hiermee wordt de sensor diameter verkleind van  $17.5 \times 10.5$ mm tot ongeveer  $18.5 \times 3.3$  mm. Verschillende tests zijn uitgevoerd om deze miniatuur sensoren op een schelp (niet levend) met lijm te bevestigen. We zijn daarbij uitgegaan van een snelhardende niet toxische tweecomponenten lijm die in de tandheelkunde gebruikt wordt. Na overleg met Scotch 3M hebben we het zogenaamde rely X cement geprobeerd. Uitharding vindt plaats onder invloed van blauw licht (400-500nm). Door deze versnelde harding kan er snel gewerkt worden. In het oorspronkelijk concept waren sensor spoeltjes eenvoudig verwisselbaar. Liever gezegd, per sensor paar kon op eenvoudige wijze een andere schelp bevestigd worden. Omdat dit van groot voordeel was is er weer naar gezocht om de bevestiging op het schelp semipermanent te maken. Dit wil zeggen op de schelp wordt een stukje pvc slang gelijmd waar de sensor ingeschoven kan worden. Vooraf aan het lijmen van deze stukjes pvc slang wordt het schelp oppervlak gedroogd, geschuurd en vervolgens ontvet en ontstoft met ethanol. Daarna wordt de gemengde tweecomponenten lijm aangebracht. Hechting aan de schelp is goed. Hechting van de lijm aan de pvc slang is iets minder goed. Soms laten de slangetjes los wanneer de meetspoeltjes er in geschoven worden. Hechting tussen slang en lijm moet worden verbeterd hetgeen al gedeeltelijk bereikt wordt door de stukjes slang in sterkere mate op te ruwen dan wel diepe groeven of snedes aan te brengen zodat het lijmoppervlak vergroot en verruwd wordt.

In de loop van de pilot studie zijn een aantal aanpassingen aangebracht in het elektronisch meetprincipe van de klepstand monitor. Er is een verbetering van de synchrone signaal detectie doorgevoerd, Signaal terugval bij minimale klepstand is verholpen, Signaal sterkte is gestandariseerd, en de excitatie frequentie van de sensoren is aangepast om met langere kabels te kunnen werken. Verder is er een kortsluitbeveiliging aangebracht waardoor de electronica beter beschermd is tegen eventuele corrosie en lekkage in de sensordraden. Daarnaast heeft een ander aanpassing geleid tot een meer gelijke absolute signaal sterktes tussen de sensor-paren en is signaal sterkte geoptimaliseerd op het gebruik van *Ensis directus* waar de minimale (start) klepafstand, dwz volledig gesloten kleppen, al snel 1.5 cm is terwijl de gesloten kleppen bij de mossel een verwaarloosbaar kleine afstand t.o.v. elkaar hebben.



Foto 1. Acht *Ensis* individuen die voorzien zijn van sensoren en klaar liggen om geplaatst te worden in een experimentele opstelling.

## Conclusies: ontwikkeling

De kleinere sensoren en de gevonden bevestiging zijn geschikt voor het gebruik op *Ensis* vanaf ongeveer 10 cm lengte.

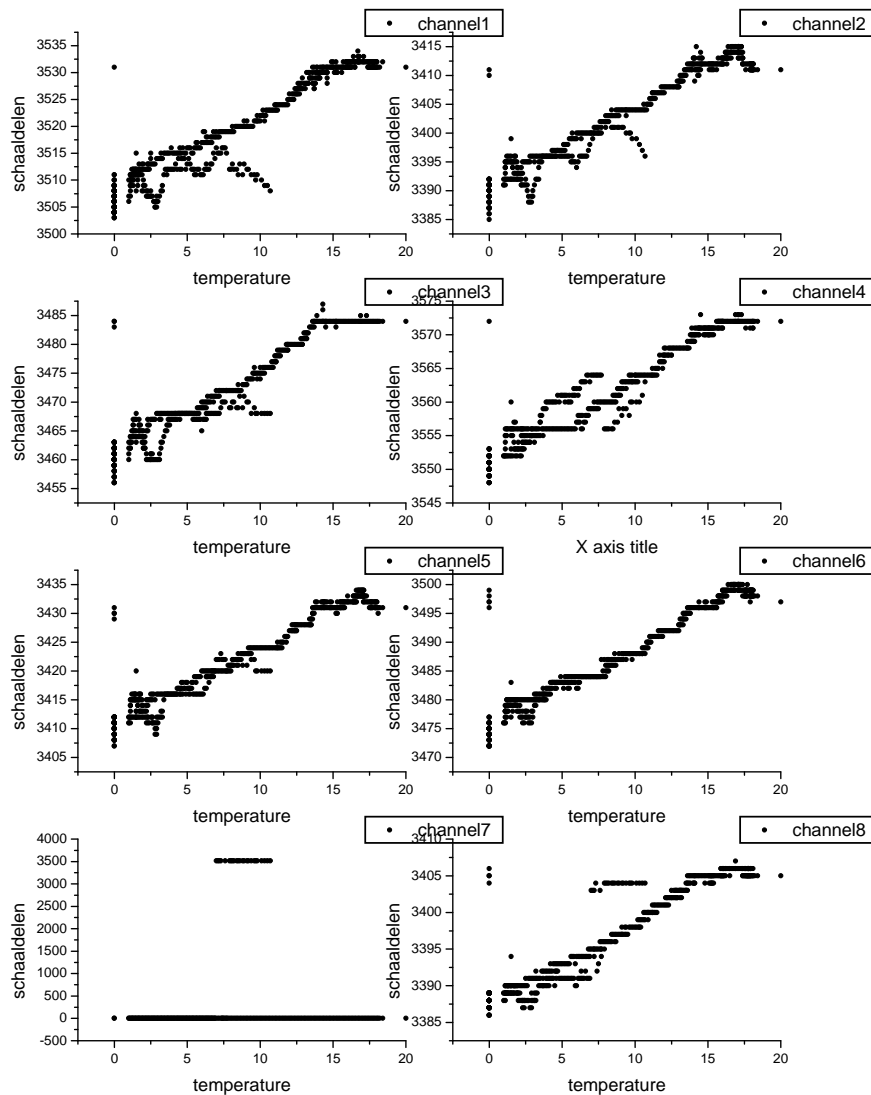
Er is geen negatief effect op het graaf gedrag van *Ensis directus* gevonden. Dieren groeven zich normaal in.

De verlijming van de plastic slangetjes moet verbeterd worden mogelijk door verder opruwen van de plastic slang.

Veranderingen in de electronica, constructie van waterdichte pluggen en kabeldoorvoer van de hardware van de klepstand monitor hebben storingsgevoeligheid verder beperkt.

## Temperatuur gevoeligheid sensoren.

De temperatuur gevoeligheid van de signaal sterkte van de sensoren is getest door de sensoren te testen in de range van 0 tot 25 °C, in zeewater. Gemiddeld genomen neemt het signaal over het bekeken temperatuurgebied met 0.8% toe. Omgerekend komt dat neer op 0.032% per graad Celcius. Ten opzichte van de met *Ensis directus* realiseerbare procentuele verschillen tussen minimum en maximum signaalsterkte is dit een verwaarloosbaar kleine fractie. Op grond hiervan wordt hier verder geen onderzoek naar gedaan.



Figuur 1. Temperatuur afhankelijkheid van de sensor uitlezing. Langs de horizontale as de temperatuur, langs de verticale as de signaal sterkte van de sensoren bij minimale afstand. De kleprespons van *Ensis* bij gelijke temperatuur bedraagt al snel honderden schaaldelen

groot. (Totale range loopt van 0 (oneindig ver open) tot ongeveer 4500 schaaldelen (minimale afstand)).

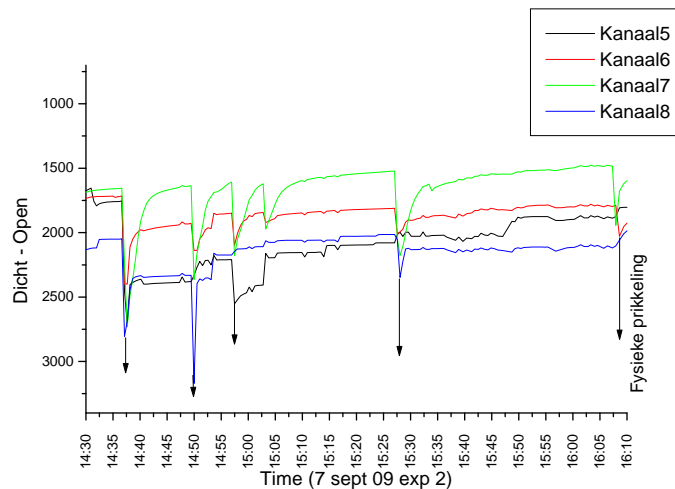
#### conclusies;

Er bestaat een temperatuur afhankelijkheid van het sensor signaal, maar ten opzichte van de klepstand signalen is dit effect verwaarloosbaar klein. Temeer temperatuur variaties in zee in sterke mate gebufferd zijn. Er valt niet te verwachten dat deze temperatuur afhankelijke storend zal werken op de interpretatie van de signalen.

## Laboratorium tests met *Ensis directus*

### De "principe" test.

Op 7 september zijn een aantal dieren voorzien van sensoren om allereerst de lijm procedure op levende dieren te testen en daarnaast te kijken of de signaal sterkte bij de gapende schelpen groot genoeg was om door te gaan. Tijdens deze proef, die plaats vond bij kamertemperatuur in stagnant water, zijn de dieren af en toe geprikkeld door met een prepareernaald in het zachte weefsel te prikken. De resultaten hiervan zijn weergegeven in figuur 2. Een fysieke prikkeling waarbij duidelijk zichtbaar was dat de dieren de kleppen zo ver mogelijk sloten, gaf een signaalverandering van 46 tot 61%. In potentie zijn de sensoren dus gevoelig genoeg om veranderingen van de klepstand bij *Ensis directus* te meten. Dit is verder uitgezocht in semi-natuurlijke en laboratorium omstandigheden. Er zijn geen korte termijn effecten gevonden van het oplijmen van de sensoren, maar het kan niet uitgesloten worden dat op langere termijn toch dieren zijn gestorven als gevolg van deze behandeling.



Figuur 2. Opzettelijk geprikkelde dieren die een duidelijke respons laten zien op het aanraken van het zachte weefsel. De respons leidt tot een signaal toename van 46 tot 60 %. Langs de verticale as staan de ruwe meetwaarden (schaaldelen). Een hoge waarde geeft aan dat de kleppen "dicht" zijn, dwz het gedetecteerde electromagnetisch veld is maximaal.

### Duur-metingen

Omdat de fysieke prikkeling van het zachte weefsel een extreem sterke prikkel voor de dieren is, zijn een aantal laboratorium en veld proeven gedaan om er achter te komen hoe groot de "natuurlijke" variatie in het klepstand signaal is. Hiertoe werden een aantal dieren voorzien van sensoren en gedurende 1 of meerdere dagen gevolgd.

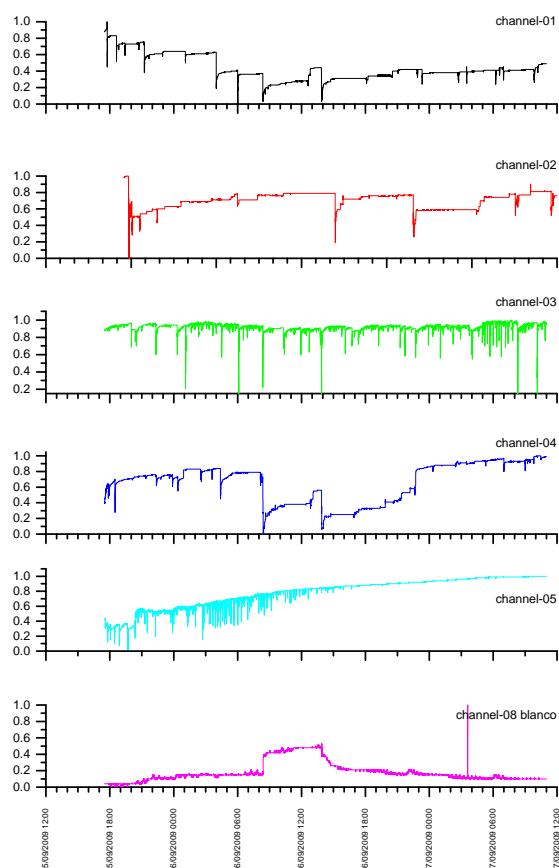
De laboratorium proeven werden uitgevoerd in een klimaat gecontroleerde ruimte bij een temperatuur van  $\pm 15^{\circ}\text{C}$ . De dieren zijn individueel geplaatst in pvc kokers met een diameter van 70 mm. De onderzijde van de koker is afgesloten met klemdoppen. De kokers zijn gevuld met metselzand. In het aquarium is permanente doorstroming met over een zandfilter gezeefd Waddenzee water. Af en toe werd algenconcentraat (*Tetraselmis*, Reed Mariculture) toegevoegd als voedsel. Hier reageerden de dieren goed op, d.w.z., openden de siphonen en produceerden faeces/pseudofaeces. Tijdens het voeren werd de

waterstroom voor een periode van maximaal 24 uur stop gezet om afvoer van voedsel te voorkomen.

Er zijn een aantal experimentele metingen uitgevoerd met twee batches van dieren. Er zijn drie experimenten binnen uitgevoerd, d.w.z. in temperatuur gecontroleerde ruimten met doorlopend voorgefilterd zeewater. Het vierde experiment is in semi natuurlijke condities in het veld uitgevoerd. Hieronder een weergave van de resultaten. Er is gewerkt met twee batches van dieren. De eerste batch is persoonlijk op het NIOZ afgeleverd. De tweede batch is bij wijze van proef per post verstuurd.

### Experiment-1; 15-17 september, Batch 1.

Vijf dieren zijn voorzien van sensorhouders en direct daarna individueel in pvc buizen in de experimentele opstelling geplaatst. Gedurende 4 dagen is de activiteit van deze dieren gevolgd. Meetinterval was 10 seconden. Het beschikbare 6<sup>e</sup> kanaal is gebruikt als blanco test. D.w.z. de twee sensoren zijn met een elastiekje bij elkaar gebonden. Figuur 3 laat de klep respons van de gebruikte dieren zien. Opvallend is dat er twee typen reactie lijken te bestaan. Type 1 met lange periodes waarin en schijnbaar geen klep activiteit is. In het andere type respons (Type 2) is een vrijwel constante klep activiteit zichtbaar. Beide typen worden gekenmerkt door zeer diepe en abrupte afnames van de gemeten relatieve klepopening. Het dier aangesloten op kanaal 5 bleek stervende te zijn. In het begin is er nog enige klepactiviteit zichtbaar maar langzaam aan gaat de klep steeds verder open staan en neemt de mate van activiteit af. In de blanco meting is een onverkleerde sprong waarneembaar. Het gemiddeld verschil tussen open en dichte kleppen is gemiddeld 38%.



*Figuur 3. De klep respons van 4 Ensis dieren en een blanco. Horizontaal is de tijd. Verticaal staat de klep respons uitgedrukt als fractie. Waarde "1" wil zeggen dat de kleppen op maximaal mogelijke afstand van elkaar staan. Waarde "0" zijn de kleppen maximaal dicht. Het dier van kanaal 5 bleek dood te gaan. Langzaam worden de kleppen door het ligament open getrokken. Kanaal 8 is een blanco kanaal en zou in principe een constant signaal moeten geven. De oorzaak van de sprong is niet duidelijk. Latere tests waarin alleen blancs werden gemeten gaven geen afwijkende signaal veranderingen. Het gemiddelde verschil tussen "open" en "gesloten" kleppen bedraagt 38%.*

In tabel 1. is de 75% signaal range weergegeven voor de metingen gedaan tussen 15 en 17 september 2009. Hiermee wordt de range van klepstanden bedoeld, die met een

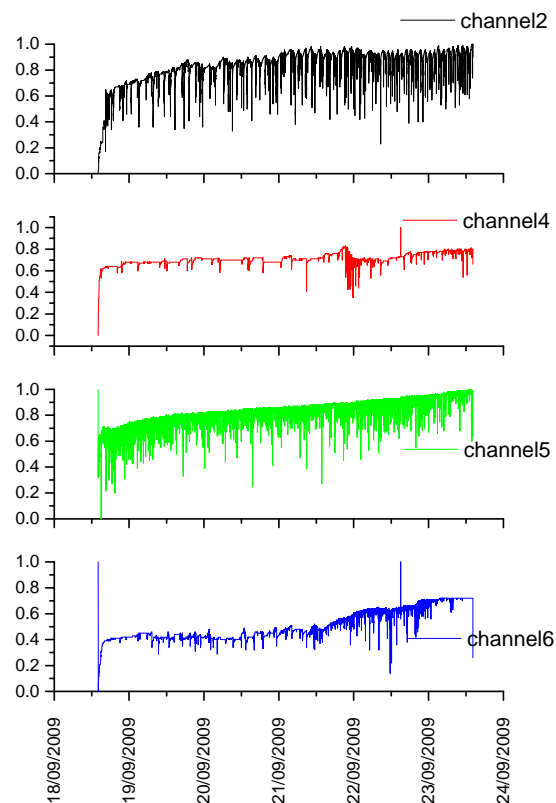
frequentie voorkomen tussen de 12.5 en 87.5 procent. Kortdurende incidentele en veelal extreme waarnemingen zijn hiermee weggefilterd. D.w.z. de onder en boven waarde waarbinnen het grootste deel van de metingen vallen. Hiermee kan ingeschat worden in hoeverre de veranderingen in klepstand voldoende duidelijke signalen zijn, zonder dat het om incidentele "spikes" gaat.

Tabel 1: 75% signaal range van de metingen met dieren uitgevoerd tussen 15 en 17 september 2009

Dier	Ondergrens	Bovengrens	Range
A	0.30	0.60	0.30
B	0.35	0.75	0.40
C	0.90	1.0	0.10
D	0.35	0.90	0.55
E	0.50	0.95	0.45
H	0.10	0.35	0.25

### Experiment-2 18-23 september, Batch-1

De overgebleven vier dieren uit het eerste experiment zijn opnieuw gebruikt in een tweede experiment. Het experiment duurde 6 dagen. Figuur 4 laat de kleprespons van de gebruikte dieren zien. Alle dieren vertonen een type 2 respons. Het gemiddelde verschil tussen open en dicht bedraagt 20%. In tabel 2 zijn de ranges van de responses gegeven.



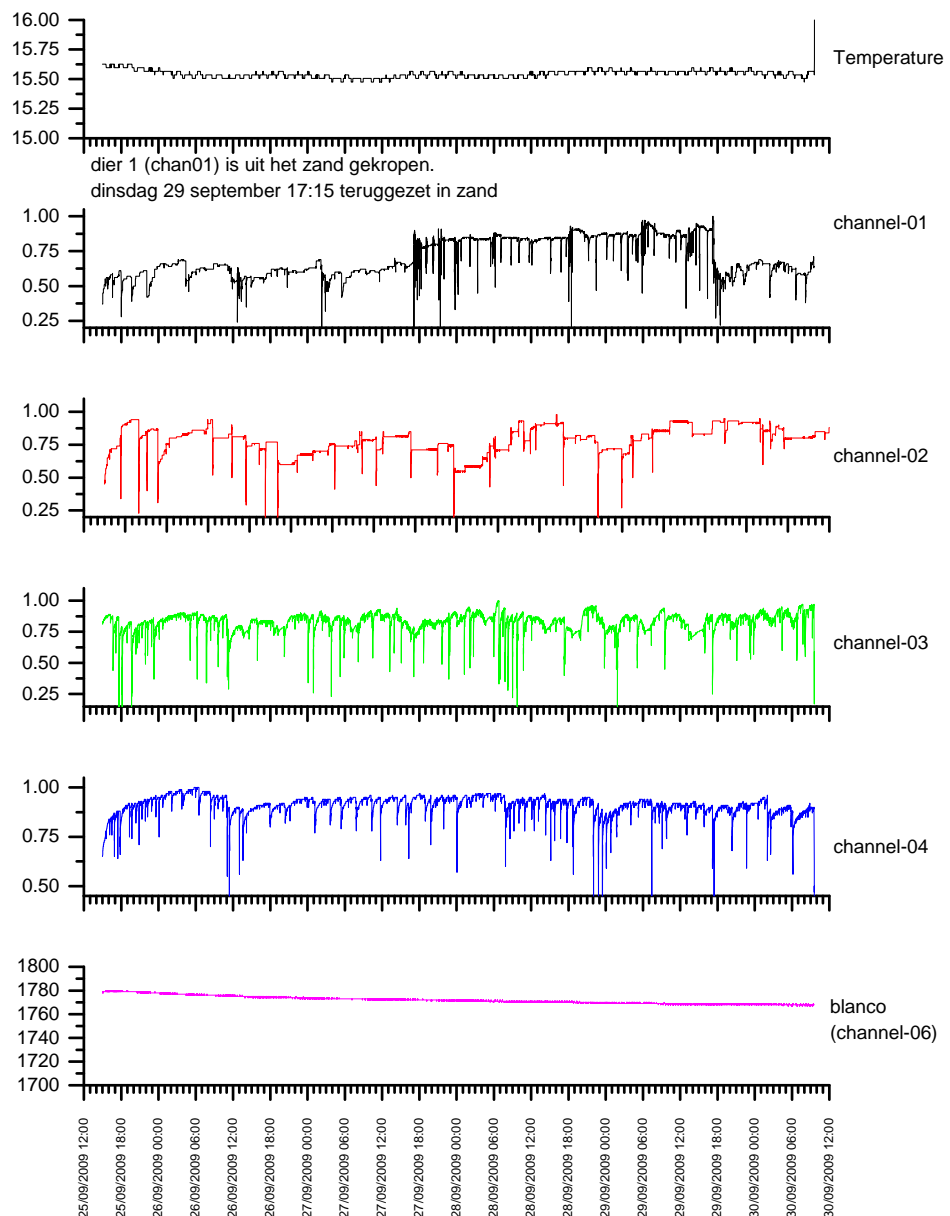
Figuur 4. De klep respons van 4 dieren uit de eerste batch. Over een periode van 5 dagen. De gestage toename van de afstand van de kleppen suggereert dat de dieren een lange acclimatisatie periode nodig hebben voordat ze zich op hun gemak voelen. Het gemiddelde verschil in klep respons tussen open en dicht en uitgedrukt als fractie open is 20%.

Tabel 2: Klep respons ranges van de dieren in het experiment dat liep tussen 18 en 23 september.

Dier	Ondergrens	Bovengrens	Range
B	.70	.95	.20
D	.65	.75	.10
E	.70	.95	.25
F	.40	.65	.25

### Experiment 3 25-30 september 2009, Batch 2.

Tussen 25 en 30 september is met nieuwe dieren een 2<sup>e</sup> test in het aquarium uitgevoerd. Bij deze nieuwe dieren bleek de mortaliteit laag te zijn en groeven de dieren zich snel in. Hun conditie bleek duidelijk beter dan de dieren van de eerste batch.



Figuur 4. Laboratorium proef tussen 25 en 30 oktober uitgevoerd met de tweede batch dieren. 1<sup>e</sup> panel geeft het temperatuur verloop aan tijdens het experiment. Het laatste panel geeft het verloop van de blanco aan tijdens het experiment. De overige 4 panels is de klep respons van vier individuen geschaald tussen 0 en 1, waarbij "1" inhoudt dat de kleppen maximaal open staan

Omdat in de eerste aquariumproef er bij enkele dieren een korte cycliciteit in de klep respons leek te bestaan is bij dit experiment simultaan de temperatuur gemeten omdat het vermoeden bestond dat deze te maken kon hebben met de temperatuurbeheersing in de klimaatkamer. Daarnaast liep er een blanco meting mee, d.w.z. een sensor paar met tape op elkaar gehouden, zodat het signaal constant zou moeten blijven. Analyse liet zien dat er geen relatie bestond tussen de periodiciteit van het temperatuursignaal en het klepstand signaal van de dieren. De aquarium proef liet verder zien dat de variatie in signaal sterkte, d.w.z. de variatie in klepstand, voldoende groot is om te meten. Verschillen tussen maximaal open en maximaal dicht bedragen tot soms wel 50%. Gemiddeld bedragen ze in dit experiment ongeveer 15%. Verder is opvallend dat een aantal dieren een zekere mate van cycliciteit in hun activiteit te zien geven. De periode van de activiteit is korter dan een getijcyclus en bij het dier van kanaal 4 bedroeg het over het laatste deel ongeveer 3 uur. De verschillen tussen de dieren doet echter vermoeden dat het om individueel bepaalde ritmieken gaat.

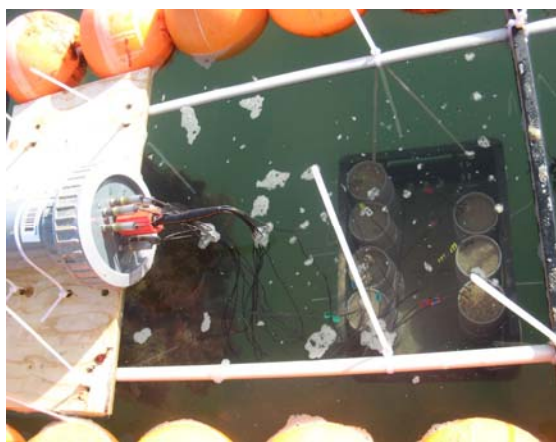
Het verloop in het "blanco" signaal is uiterst klein en lijkt af te vlakken naar mate de tijd vordert. Ten opzichte van de amplitude van de klepstand signalen is de verandering van het blanco signaal verwaarloosbaar klein. In tabel 3 is weer the 75% respons interval samengevat.

*Tabel 3 Klep respons ranges van de dieren in het laboratorium experiment dat liep tussen 25 en 30 oktober.*

Dier	Ondergrens	Bovengrens	Range
A	.60	.84	.24
B	.65	.87	.14
C	.70	.85	.15
F	.80	.90	.10

## Veldtest-NIOZ haven

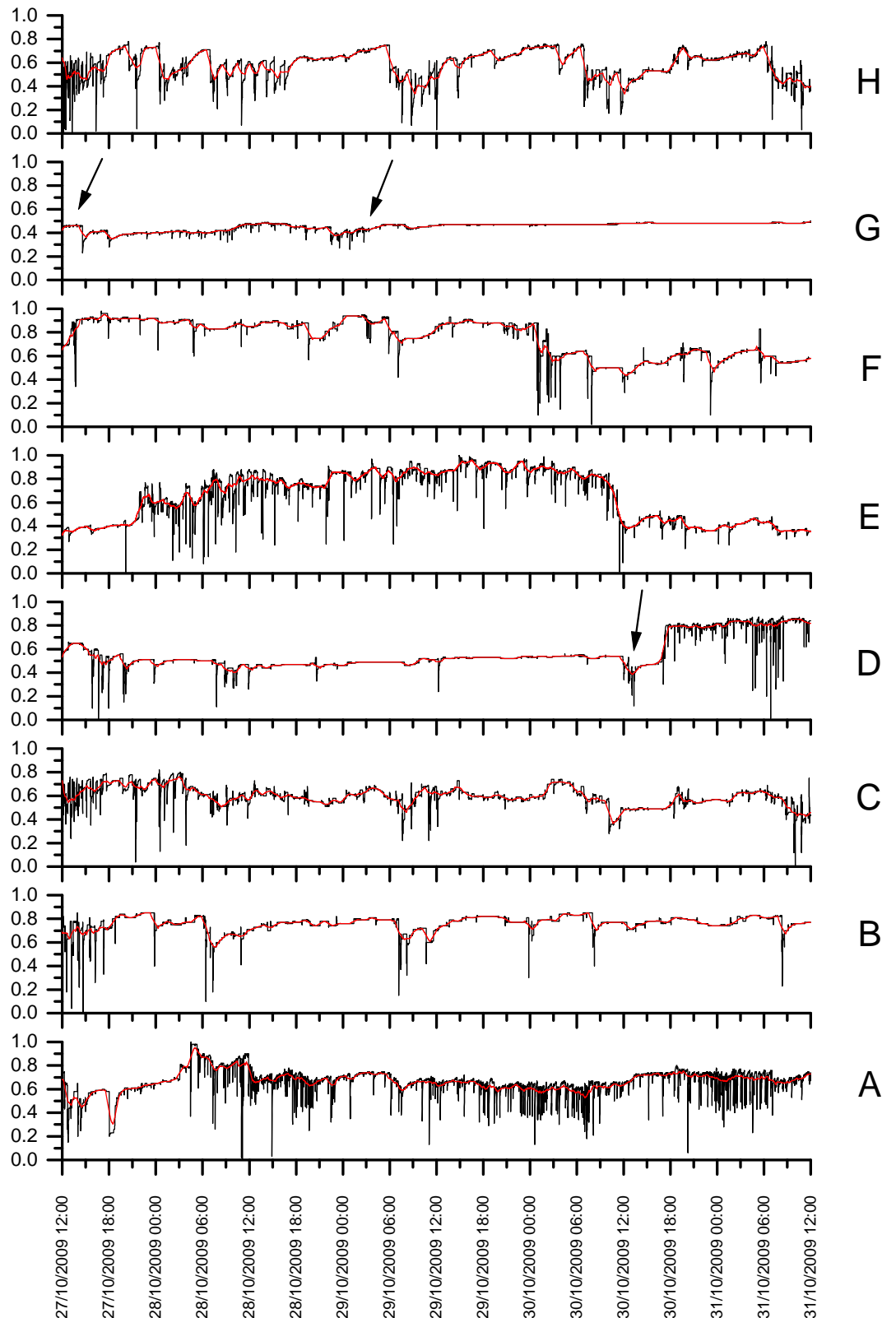
Tussen 27 Oktober en 31 Oktober is er in de NIOZ haven een veldexperiment met de klepstand monitor uitgevoerd. Acht dieren van Batch 2 die voorzien zijn van sensoren zijn in een drijvende constructie op een diepte van ongeveer 50 cm onder het wateroppervlak opgehangen. Met een meetfrequentie van 2 x per minuut werd de klepstand geregistreerd. Op voorhand is er voor gekozen om met een zo hoog mogelijke, maar nog wel werkbare, meetfrequentie te meten waardoor het waarnemen van eventuele ritmieken niet bij voorbaat uitgesloten is. De weersomstandigheden tijdens dit experiment waren uiterst rustig. De signalen zijn geschaald tussen 0 en 1 zodanig dat hoge waarden aangeven dat de kleppen verder open staan en lage waarden aangeven dat de kleppen "gesloten" zijn. In dit experiment is geen blanco gemeten omdat tijdens eerdere tests al gebleken is dat de drift van de sensoren verwaarloosbaar klein is t.o.v. de sterkte van het signaal.



*Foto 2, Experimentele opstelling in NIOZ Haven. 27-31 Oktober 2009*



*Close-up van de huisvesting van de experimentele dieren in het veldexperiment*



Figuur 5. De klepstand activiteit van 8 *Ensis* individuen (A t/m H) in het haven (veld) experiment. Dier "D" heeft zich vrij kort na de start van het experiment uit het zand gewerkt en is later terug geplaatst. Dier "G" is gestorven. Het signaal was aan het begin al niet sterk gedifferentieerd maar halverwege valt het geheel dood. Het dier was al aan het doodgaan bij de inzet van het experiment.

Er bestaat binnen de meetseries van het veldexperiment een sterke autocorrelatie. Bij vijf van de acht gebruikte dieren wordt er een correlatie piek bij ongeveer 25 uur gevonden. Iets meer dan een dag. Deze autocorrelatie is met name duidelijk in de response van dier "H". In een 6<sup>e</sup> dier (dier A) lijkt er ook een maximum te bestaan maar dit maximum is slechts zwak. Dit zou een respons op licht kunnen zijn omdat er aanwijzingen zijn dat *Ensis* gevoelig is voor licht (Drew, 1907).

Uit de veldproef kan tevens afgeleid worden dat de variatie in klepstand voldoende groot is om verschillen te meten. Dit bevestigt de conclusies op grond van de eerdere laboratorium proeven. In onderstaande tabel zijn voor de verschillende dieren ranges aangegeven waarbinnen globaal 75% van de metingen vallen. Gemiddeld vertonen de dieren een variatie in klepstand van ruim 40 %. Ten opzichte van het laboratorium experiment met gedeeltelijk dezelfde dieren is dit 2x zo hoog.

Tabel 4. Klep respons ranges van de dieren (Batch 2) in het veld experiment dat liep tussen 27 en 31 oktober.

Dier	Ondergrens	Bovengrens	Range
A	0.60	0.95	.35
B	0.60	0.85	.25
C	0.50	0.85	.35
D	0.45	0.90	.45
E	0.35	1.00	.65
F	0.50	1.00	.50
G	0.45	0.60	.15
H	0.25	0.85	.60

#### Conclusies;

Een sterke fysieke prikkeling van *Ensis directus* veroorzaakt een kleprespons waarbij in de signaal sterkte tussen de 46 en 60 % verandert.

In laboratorium proeven is de gemiddelde 75% signaal range 25%.

In de veld proef is de gemiddelde 75% signaal range 40%.

Het verschil suggereert dat er onder laboratorium omstandigheden er een beperktere variatie in klepstand is.

#### Mortaliteit

Het blijkt dat de mortaliteit van *Ensis directus* in de experimenten vrij hoog is maar ook blijkt dat de mortaliteit erg batch afhankelijk te zijn. Van de eerste batch was in de NIOZ setting in 2 weken tijd 75% gestorven. De tweede batch dieren, per post verstuurd, kenden een veel lagere mortaliteit maar toch vallen er regelmatig dieren weg doordat er sterven.

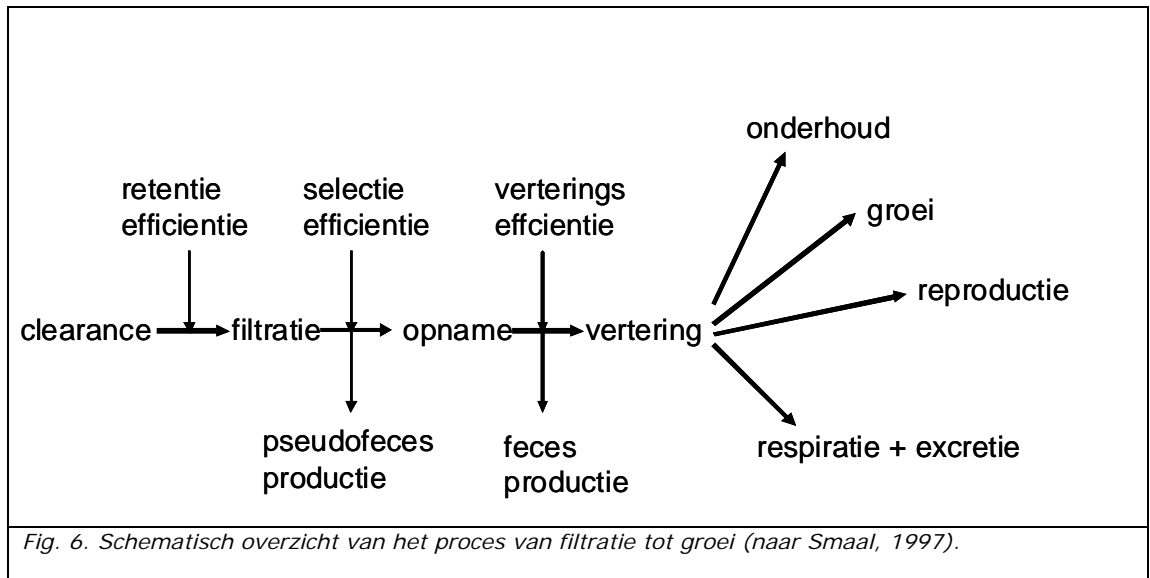
De mortaliteit is een punt van zorg voor vervolgonderzoek. Het is noodzakelijk om veel dieren van te voren te verzamelen en voor daadwerkelijk gebruik enige weken in "cultuur" te houden zodat alleen gewerkt wordt met de ongeschonden, sterkste dieren. Tijdens de experimenten is vaak al duidelijk of een dier stervende is omdat ze zich dan uit het zand omhoog werken en vervolgens de schelp steeds verder gaat gapen.

Gedurende de filtratie experimenten (Imares) zijn 10 dieren van de in totaal 56 gebruikte dieren dood gegaan (18%). Sterfte was niet afhankelijk van cilinder nummer. Het is niet duidelijk of de hoge sterfte te maken heeft met de manier van verzamelen (hydraulic dredge, commercieel vistuig) of inherent aan *Ensis*. De soort is ook in de literatuur als een lastig experimenteel dier omschreven (Drew, 1907).

Veel van de dieren waarop sensoren werden aangebracht bleken uiteindelijk na kortere of langere tijd te sterven. Kennelijk is de extra manipulatie die de dieren ondergaan, waarbij ze noodzakelijkerwijs enige tijd ongekoeld, uit het water zijn, een negatieve factor voor wat betreft hun overleving. Relaties tussen mortaliteit, waterkwaliteit en sedimentsamenstelling zijn niet eenduidig. Vooralsnog is er geen eenduidige lijn uit te trekken. Ook dieren die via de boxcore methode (voorjaar 2010) zijn verzameld trad volledige sterfte op. Vooralsnog is onduidelijk wat aan de grote verschillen in mortaliteit ten grondslag ligt.

### 3. CLEARANCE RATE BEPALING EN RELATIE KLEPSTAND

Bij mosselen is een verband aanwezig tussen klepstand en filtratiesnelheid. Voor het gebruik van de monitor bij *Ensis directus* is het dus van belang filtratiesnelheden te meten in combinatie met registraties met de klepstandmonitor. Bij schelpdieren wordt filtratie veroorzaakt door het verpompen van water als gevolg van bewegingen van trilharen op de kieuwen. Deeltjes worden ingevangen door de kieuwen en naar de mond getransporteerd. Filtratiesnelheden zijn te meten door te bepalen hoeveel deeltjes uit een bepaald volume water verdwijnen in een bepaalde tijdsperiode. Dit is de zogenaamde clearance rate (Fig. 6). Bij een 100% retentie efficiëntie is de clearance rate gelijk aan de filtratiesnelheid. Bij gebruik van deeltjes groter dan 4 µm is dit het geval, dan zijn de deeltjes n.l. groot genoeg om te worden ingevangen door de kieuwen. In onderstaande proeven zijn algen gebruikt die groter zijn dan 4 µm. Hoeveel voedsel daadwerkelijk door het dier wordt opgenomen is afhankelijk van eventuele pseudofaeces productie. Bij hoge deeltjes concentraties kan het dier niet al het aangeboden materiaal verwerken in de maag en wordt een deel via de kieuwen weer naar buiten gewerkt voor het de maag bereikt. Daarnaast zullen bepaalde delen te groot zijn om te verwerken. Deze worden ook als pseudofaeces naar buiten gebracht. Dit materiaal wordt pseudofaeces genoemd. Welk deel van het in de maag opgenomen voedsel beschikbaar komt voor groei is vervolgens afhankelijk van de verteringsefficiëntie, en de energie die gebruikt wordt voor respiratie, excretie, onderhoud en voortplanting.



Om de clearance rate van *Ensis directus* als maat te gebruiken voor filtratie activiteit moet allereerst inzicht gekregen worden in de filtratiesnelheid en activiteit van deze dieren. Om het onderscheidend vermogen van de klepstandmonitor voor slibbelasting te bepalen is het nodig te weten bij welke slib concentratie we een effect meten op het filtratiegedrag van *Ensis directus*. Daarna is de klepstand gerelateerd aan de filtratie.

De vraagstellingen van de huidige experimenten zijn:

- Wat is de filtratiesnelheid van *Ensis directus* bij verschillende algen- en slibconcentraties?
- Wat is de relatie tussen filtratiesnelheid en klepstand?
- Wat is de relatie tussen slibbelasting en klepstand?

## METHODE

Dieren zijn verzameld door een *Ensis* visser (Peter Pekaar) en direct na vissen in een bak met zeewater geplaatst. Hierin zijn ze getransporteerd naar IMARES (Yerseke). Na aankomst bij IMARES zijn de beschadigde individuen verwijderd en de rest in een bak met zand in een bassin met stromend zeewater geplaatst. In de periode eind juli tot eind oktober zijn vier batches *Ensis* gebracht (Tabel 5).

Tabel 5. Overzicht van de gebruikte *Ensis* batches.

batch nummer	datum gevestigd	locatie gevestigd	periode gebruikt	gebruikt voor vraagstelling
I	30 juni 2009	Westgat 51°38.400'N 3°26,100'E	28 juli – 11 augustus 2009	filtratiesnelheid van <i>Ensis</i> bij verschillende algenconcentraties
II	11 augustus 2009	Westgat 51°38,222'N 3°26,220'E	12-27 augustus 2009	filtratiesnelheid van <i>Ensis</i> bij verschillende algen- en slibconcentraties
III	1 september 2009	Westgat (pos NB) 51°38,200'N 3°26,100'E	2-25 september en 9-13 november 2009	filtratiesnelheid van <i>Ensis</i> bij verschillende algen- en slibconcentraties
IV	28 oktober 2009	Brouwenhavense Gat (pos. NB) 51°44,549'N 3°39,092'E	2-23 november 2009	relatie tussen filtratiesnelheid en klepstand en relatie tussen slibbelasting en klepstand

### Wat is de filtratiesnelheid van *Ensis* bij verschillende algen en slibconcentraties?

Voor metingen aan clearance van algen en slib is een meetopstelling met een in- en uitstroom gemaakt waarin de aangeboden algen en slib in suspensie blijven en *Ensis* niet belemmerd wordt in filtratie activiteit (Fig. 7). Een systeem bestaat uit 10 verschillende doorstroomkamers met sediment en een 500 liter voorraad vat voor een mengsel van Oosterschelde water, algen en slib. Acht doorstroomkamers hadden *Ensis* en 2 waren controle voor eventuele uitzakking van algen of slib. De stroomsnelheid was ongeveer 200 ml per min en werd per experiment per behandeling gemeten. De opstelling stond in een klimaatkamer bij 17-20 °C. Als slib werd kaoliniet gebruikt. Deze porselein aarde heeft een homogene afmeting en wordt vaker gebruikt in studies naar de relatie tussen slib en filtrerende schelpdieren (Sornin, 1988; Tracey, 1988; Roper & Hickey 1995; Gremare & Amouroux, 1998; Barille et al 2006). Om de juiste slibbelasting te krijgen werd een bepaalde hoeveelheid afgewogen zodat de gewenste concentratie aanwezig was in het 500 liter voorraad vat. Voor de algen werden *Chaetoceros muelleri* of *Pavlova lutheri* gebruikt die worden gekweekt door IMARES. De celdichtheid van de cultuur werd bepaald met een telkamer onder de microscoop en vervolgens werd berekend hoeveel algencultuur aan het 500 liter voorraad vat moest worden toegevoegd om de gewenste celdichtheid te krijgen.

Dichtheid van deeltjes is gemeten in de uitstroom van de controle cilinders en de cilinders met *Ensis* met een coulter counter (range 4-16 µm). Om de 20 min tot 1 uur is per cilinder de dichtheid gemeten. Per tijdstip werd een monster 5 keer gemeten en de gemiddelde waarde werd genoteerd. Filtratiesnelheid is berekend op basis van de verschillen in deeltjes concentratie met de volgende formule:

$$\left[ \frac{C_b - C_{E1-8}}{C_{E1-8}} * F_{1-8} \right] * \frac{60}{1000}$$

waarin

$C_b$  = gemiddelde deeltjesconcentratie in controle cilinders in aantal per ml

$C_{E1-8}$  = deeltjes concentratie in cilinder 1 tot en met 8 in aantal per ml

$F_{1-8}$  = stroomsnelheid in ml per min

Het gemiddelde van 5 metingen op 5 tijdstippen over een periode van 1-5 uur geeft de waarde per individu per behandeling.

De behandelingen waren verschillende algenconcentraties en verschillende slibconcentraties (Tabel 6). De algenconcentraties zijn getest met een range van 20.000 tot 200.000 cellen per ml. De laagste algenconcentratie van 20.000 cellen per ml komt

overeen met 4  $\mu\text{g}$  chlorofyl per liter voor *Pavlova* en 6  $\mu\text{g}$  chlorofyl voor *Chaetoceros*. Dit is een gemiddelde waarde voor de Noordzee (pers. comm. Johan de Kok). De hoogste algenconcentratie komt overeen met 40  $\mu\text{g}$  chlorofyl per liter voor *Pavlova* en 60  $\mu\text{g}$  chlorofyl voor *Chaetoceros*. De slibconcentraties zijn getest met een range van 20 tot 2000 mg/liter. In de slibrijke omgeving zo'n 5 km uit de kust van Hoek van Holland, diepte ca 15 m, werden op 15 cm boven de bodem in het winterseizoen bij rustig weer concentraties van 200 mg/l rond kentering gemeten. Dat kon oplopen tot 500 a 1000 mg/l (kentering) bij iets ruwer weer, maar nog zeker geen storm. Kort na een storm werd wel eens 5000 mg/l (kentering) gemeten, maar dat was incidenteel. (pers. comm. Johan de Kok). Gedurende zandwinning is 200 mg/liter tot 1000 mg/liter tijdens kentering in het veld nabij de bodem mogelijk (pers. comm. Johan de Kok). Na een toename in slibconcentratie is ook een afname getest, omdat er mogelijk aanpassing van het gedrag heeft plaatsgevonden. Bij het testen van de slibconcentraties is 20.000 cellen *Pavlova* per ml als algenconcentratie aangehouden.



Fig. 7. Filtratieopstelling met (1) 12 cilinders waarvan 10 in gebruik, (2) een slangenpomp, (3) een 500 liter voorraad vat en (4) een luchtpomp.

Tabel 6. Overzicht van de uitgevoerde experimenten.

date	duration (h)	batch #	algal species	treatment (cells/ml)
7/28/2009	1.0	I	<i>Pavlova</i>	20000
7/28/2009	1.5	I	<i>Pavlova</i>	40000
8/11/2009	1.5	I	<i>Pavlova</i>	60000
8/11/2009	1	I	<i>Pavlova</i>	80000
8/11/2009	1.5	I	<i>Pavlova</i>	100000
8/12/2009	2.5	I	<i>Pavlova</i>	110000
8/12/2009	3	II	<i>Pavlova</i>	110000
8/13/2009	3.5	II	<i>Pavlova</i>	50000
8/13/2009	1.5	II	<i>Pavlova</i>	120000
8/14/2009	5	II	<i>Pavlova</i>	20000
8/14/2009	5	II	<i>Chaetoceros</i>	20000
8/21/2009	5	II	<i>Chaetoceros</i>	20000
8/26/2009	4	II	<i>Pavlova</i>	100000
8/26/2009	4	II	<i>Pavlova</i>	200000
9/24/2009	4	III	<i>Pavlova</i>	20000
9/25/2009	4	III	<i>Chaetoceros</i>	100000
				treatment (mg/L)
8/27/2009	4	II	<i>Pavlova</i>	200
8/27/2009	4	II	<i>Pavlova</i>	800
8/27/2009	4	II	<i>Pavlova</i>	1400
8/27/2009	4	II	<i>Pavlova</i>	2000
9/2/2009	4	III	<i>Pavlova</i>	20
9/3/2009	4	III	<i>Pavlova</i>	60
9/4/2009	4	III	<i>Pavlova</i>	100
9/7/2009	4	III	<i>Pavlova</i>	140
9/8/2009	4	III	<i>Pavlova</i>	180
9/9/2009	4	III	<i>Pavlova</i>	140
9/10/2009	4	III	<i>Pavlova</i>	80
9/11/2009	4	III	<i>Pavlova</i>	20
9/23/2009	4	III	<i>Pavlova</i>	400

Een Analysis of Variance (ANOVA) werd gebruikt om het effect te testen van behandeling, batch nummer en cilinder nummer op de filtratiesnelheid. Als post-hoc werd de Bonferroni test gebruikt. Een significantie van 0.05 werd aangehouden bij alle tests. De statistische analyses werden uitgevoerd met SPSS 15.0.

#### Relatie tussen filtratiesnelheid en klepstand

In de week van 2 tot 6 november is getest in hoeverre de gemeten en geschaalde klepstand, een relatie heeft met de clearance rate. Hiertoe werd de zelfde experimentele opstelling gebruikt zoals ook in de experimenten tussen clearance en slibbelasting, met dien verstande dat nu van ieder dier de klepstanden gemeten werden. Meetfrequentie lag op 4x per minuut. Van uit een 500 liter buffervat werd met behulp van een slangenpomp een water algen mengsel (20.000 cellen/ml) door een meetkamer geleid waarin 1 dier zat. Dit gebeurde simultaan voor 8 dieren. Ongeveer 1 x per uur werd er een monster van het uitstromende water getapt.

#### Relatie tussen slibbelasting en klepstand

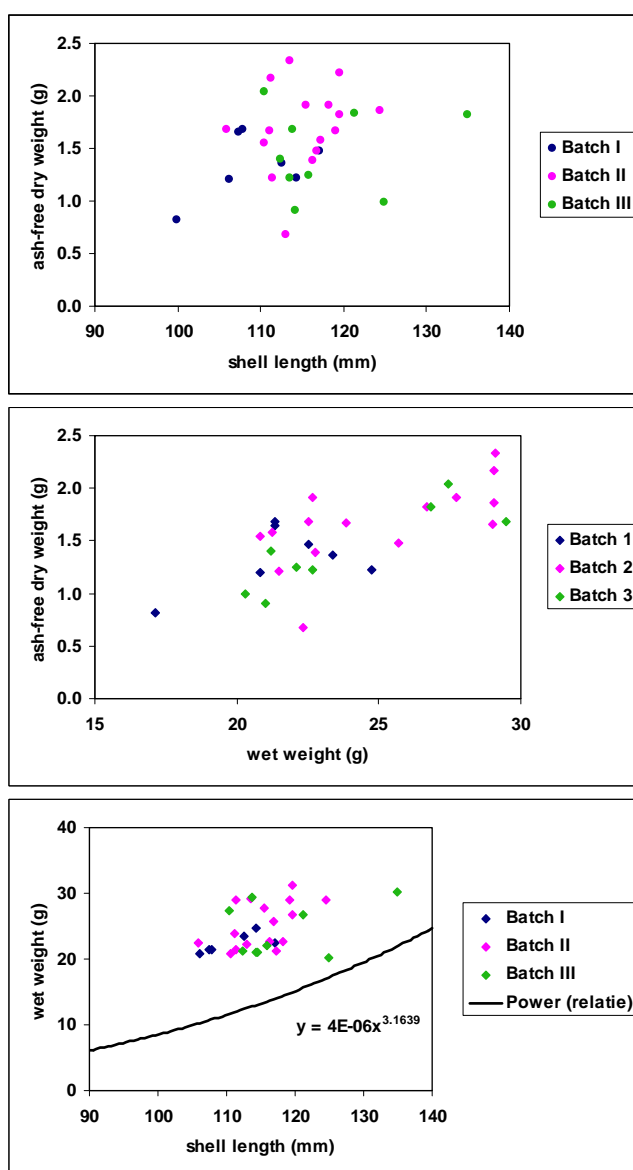
Omdat de dieren mogelijk erg gevoelig zijn voor verstoring is een test uitgevoerd waarbij geen watermonsters zijn genomen ter bepaling van de filtratiesnelheid, maar uitsluitend de klepstand is gemonitord. In dit experiment zijn op 19/20 november dieren van batch IV gedurende twee periodes van 2-3 uur blootgesteld aan slib (eerst gemiddeld 150 mg/l en daarna gemiddeld 860 mg/l).

## RESULTATEN

Gedurende de experimenten van 28 juli tot en met 20 november zijn 10 dieren van de 56 gebruikte dieren dood gegaan (18%). Sterfte was niet afhankelijk van cilinder nummer.

### Filtratiesnelheid van *Ensis directus* bij verschillende algen en slibconcentraties

Significante effecten van cilinder nummer op filtratiesnelheid werden niet gevonden (ANOVA,  $P=0.474$ ). De schelplengtes en gewichten van batch I-III staan in Fig. 8. Alle gebruikte dieren hadden een gewicht dat hoger lag dan werd verwacht op grond van veldgegevens (Fig. 8 onderste figuur). Er werden geen significante verschillen tussen batches in schelplengte of gewicht gevonden (ANOVA,  $P>0.05$ ). Batch I vertoonde significant lagere filtratiesnelheden dan batch II (ANOVA, post-hoc  $P=0.000$ ) en III (ANOVA, post-hoc  $P=0.001$ ). Gemiddelde filtratiesnelheden varieerden van 0.4 tot 5.3 liter per uur (Fig. 9). Een verband met algenceldichtheid werd niet gevonden. Er is geen concentratie geobserveerd waarbij niet meer werd gefiltreerd. Een verhoging van het slibgehalte gaf een afname in filtratiesnelheid (Fig.9). Filtratiesnelheden waren significant lager vanaf 200 mg per liter (ANOVA post-hoc  $P<0.05$ )



Figuur 8. Schelplengtes en gewichten van *Ensis directus* gebruikt in de filtratie experimenten. In het onderste figuur is de relatie tussen versgewicht (met schelp) en schelplengte geplote zoals die is bepaald met dieren uit het veld (data 1993, 1995, 1996 kustzone en 2008 Waddenzee (doorgetrokken lijn))

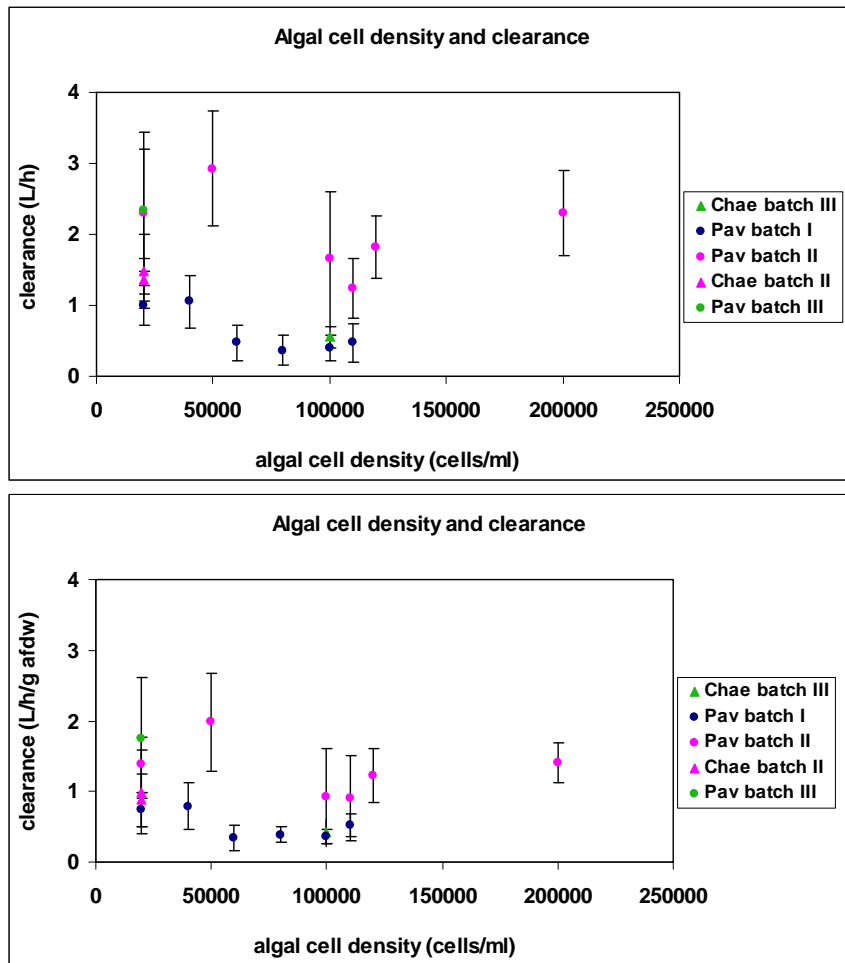


Fig. 9a. Relatie tussen de algenconcentratie in het water en filtratiesnelheid gebaseerd op het aantal deeltjes dat uit het water is gefiltreerd door *Ensis directus* uitgedrukt per individu (L/h) of genormaliseerd naar gram as-vrij drooggewicht. Het gemiddelde van 8 individuen (voor afdw 5-8) is weergegeven met standaard deviatie.

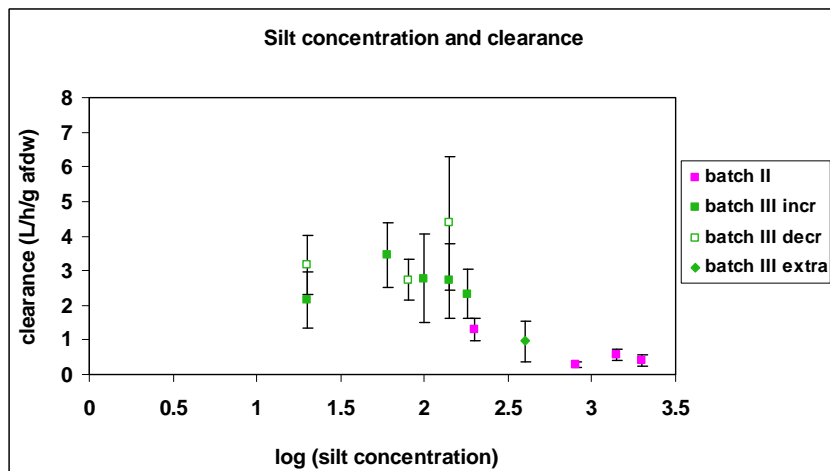
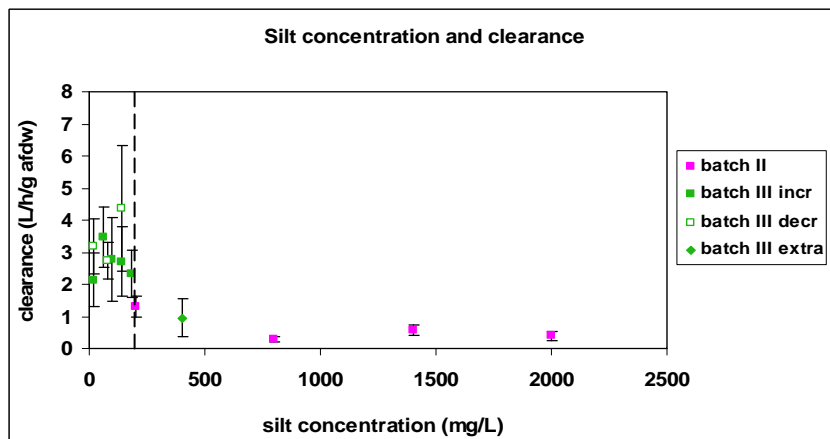
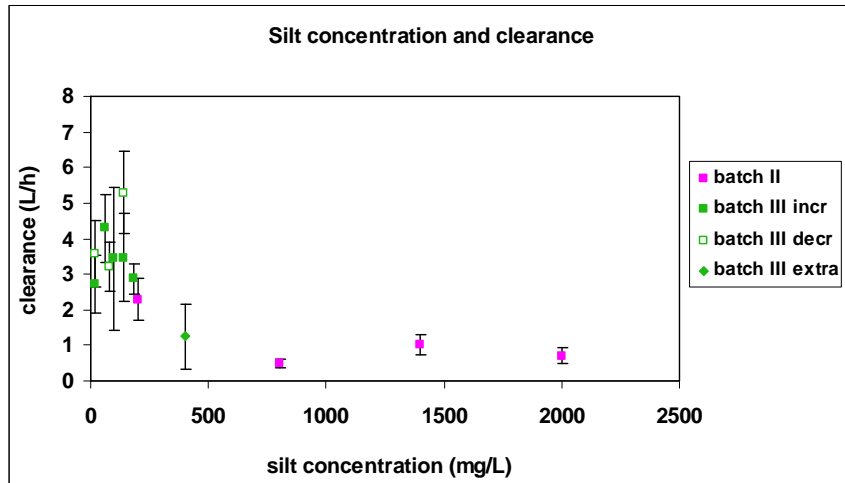


Fig. 9b. Relatie tussen de slibconcentratie in het water en filtratiesnelheid gebaseerd op het aantal deeltjes dat uit het water is gefiltreerd door *Ensis directus* uitgedrukt per individu (L/h) of genormaliseerd naar gram as-vrij drooggewicht. Het gemiddelde van 8 individuen (voor afdw 5-8) is weergegeven met standaard deviatie. Het effect van slib op filtratiesnelheid is in een range met toenemende concentratie (incr) en afnemende concentratie (decr) getest. Filtratiesnelheden waren significant lager vanaf 200 mg per liter (aangegeven met stippellijn in middelste figuur).

**Conclusies;**

Gemiddelde clearance rate van de gebruikte *Ensis directus* varieerde van 0.4 tot 5.3 liter per uur. Wel bestond er een significant verschil in gemiddelde clearance rate tussen batches. Een verband tussen clearance rate en algenceldichtheid werd niet gevonden. Filtratiesnelheden waren significant lager vanaf 200 mg slib per liter.

### Relatie tussen filtratiesnelheid en klepstand

In figuur 10 is de relatie tussen klepstand en clearance rate weergegeven voor alle dieren tesamen. Een duidelijk verband tussen beiden lijkt afwezig te zijn. Wanneer per dier wordt gekeken blijkt dat er voor sommige dieren een positief en voor andere dieren een negatieve relatie tussen beide grootheden bestaat (figuur 11).

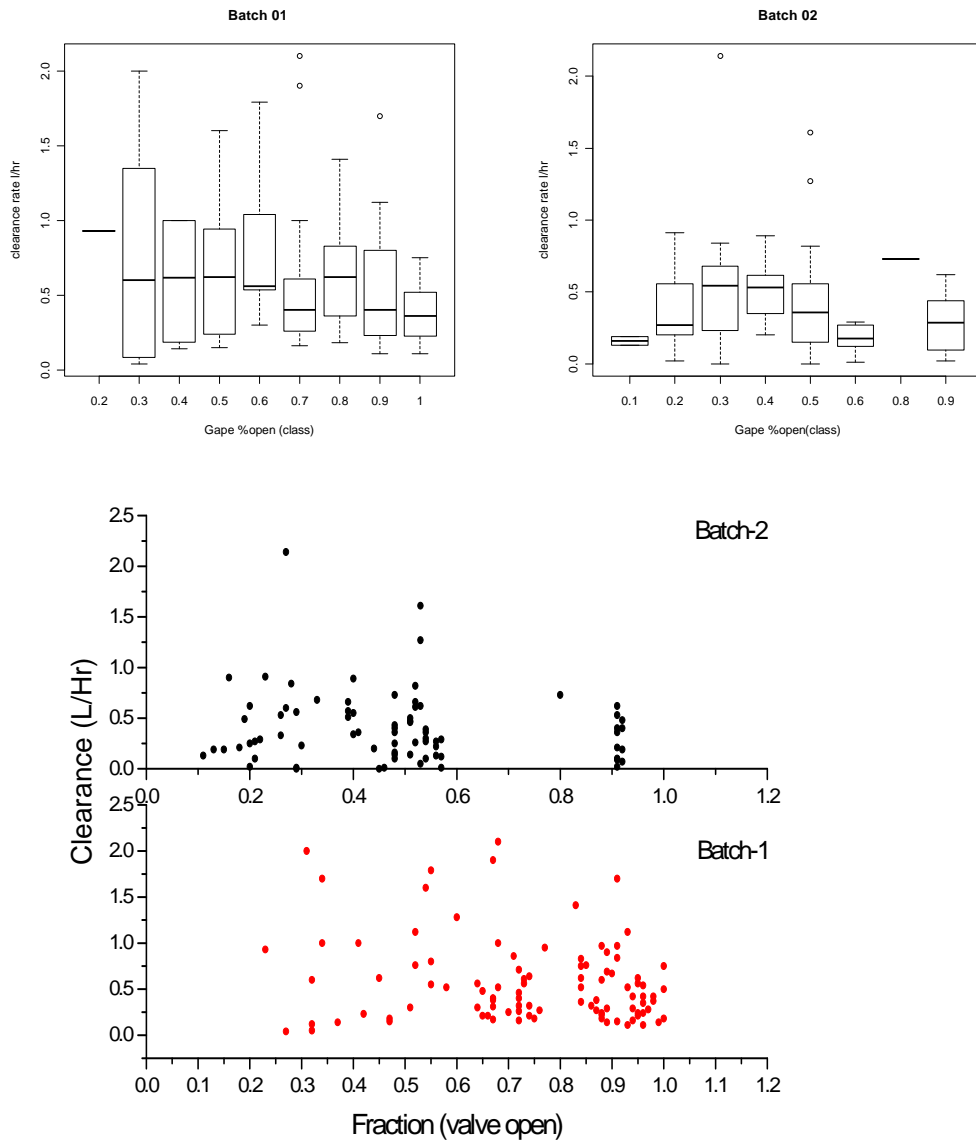


Fig. 10. Verband tussen klepstand en gemeten clearance rate (L/h/individu) in het laboratorium experiment. Batch 1 zijn dieren uit batch IV van tabel 1 gebruikt van 2-6 november 2009 en Batch 2 zijn dieren uit batch III van tabel 1 gebruikt van 9-13 november 2009. In de bovenste set grafieken is de schelpgaapstand in klassen ingedeeld en als boxplots weergegeven. Duidelijk is dat de overlap van de intervallen te groot is om een significant statistisch verband af te leiden.

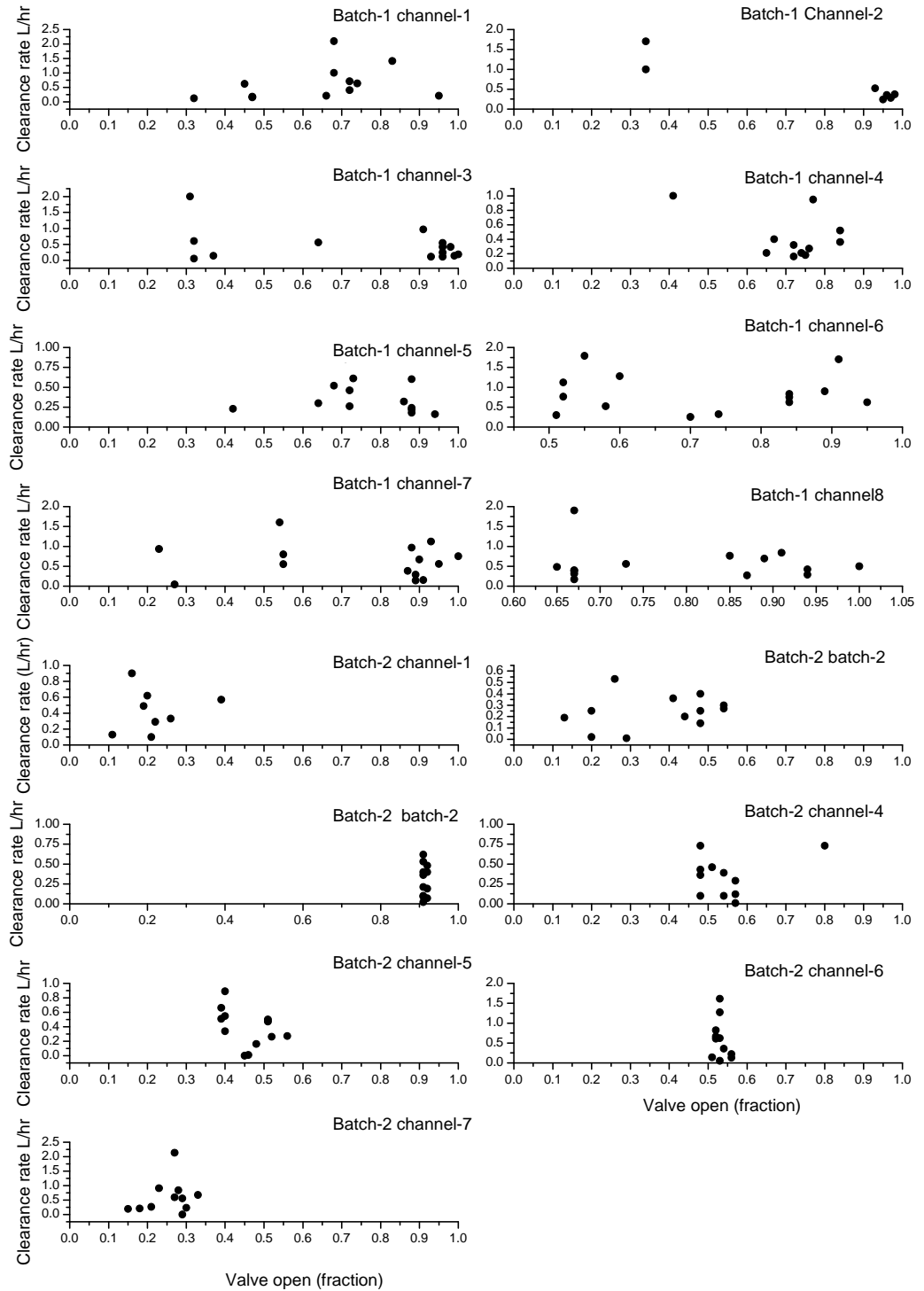


Fig. 11. Relatie tussen klepstand en clearance rate (L/h/individu) voor de acht gebruikte dieren afzonderlijk. Batch 1 zijn dieren uit batch IV van tabel 1 gebruikt van 2-6 november 2009 en Batch 2 zijn dieren uit batch III van tabel 1 gebruikt van 9-13 november 2009.

**Conclusies;**

De samengenomen resultaten van de uitgevoerde experimenten laten geen éénduidige relatie zien tussen klepstand en clearance rate. Voor sommige individuen lijkt er echter wel een positieve tendens te bestaan tussen beide grootheden. Het aantal metingen en individuen waarop deze conclusies zijn gebaseerd zijn echter erg laag.

## Relatie tussen slibbelasting en klepstand

De test met slibbelasting en klepstandmonitor liet geen consistente verandering in signaal zien (Fig. 12). Bij de *Ensis* die was uitgerust met monitor t1 stond de klep verder open met algen dan met slib, maar bij de andere individuen (t2 – t8) is dit niet duidelijk geobserveerd. Tijdstmomenten waarop kleppen verder dicht gingen of openden vielen niet goed samen met de toegenomen slibbelasting. Wel wekken diverse dieren de suggestie dat ze bij een hogere slibbelasting hun klep meer sluiten. Dit is bijvoorbeeld zichtbaar bij dier t1, t2 en t4. Individu t5 laat echter het totaal tegenover gestelde gedrag zien. Individu t3 was niet meer in leven gedurende dit experiment. Er zijn onvoldoende metingen om een betrouwbare statistische test uit te voeren en de aan of afwezigheid van een respons op het toevoegen van slib aan het voedingsmedium van *Ensis*, te onderbouwen of te verwerpen. Samenvattend kan gesteld worden dat er wel een effect lijkt te bestaan. Dit sluit aan bij de waarneming van afgenomen clearance rates bij toenemende slibbelasting (>200mg/L).

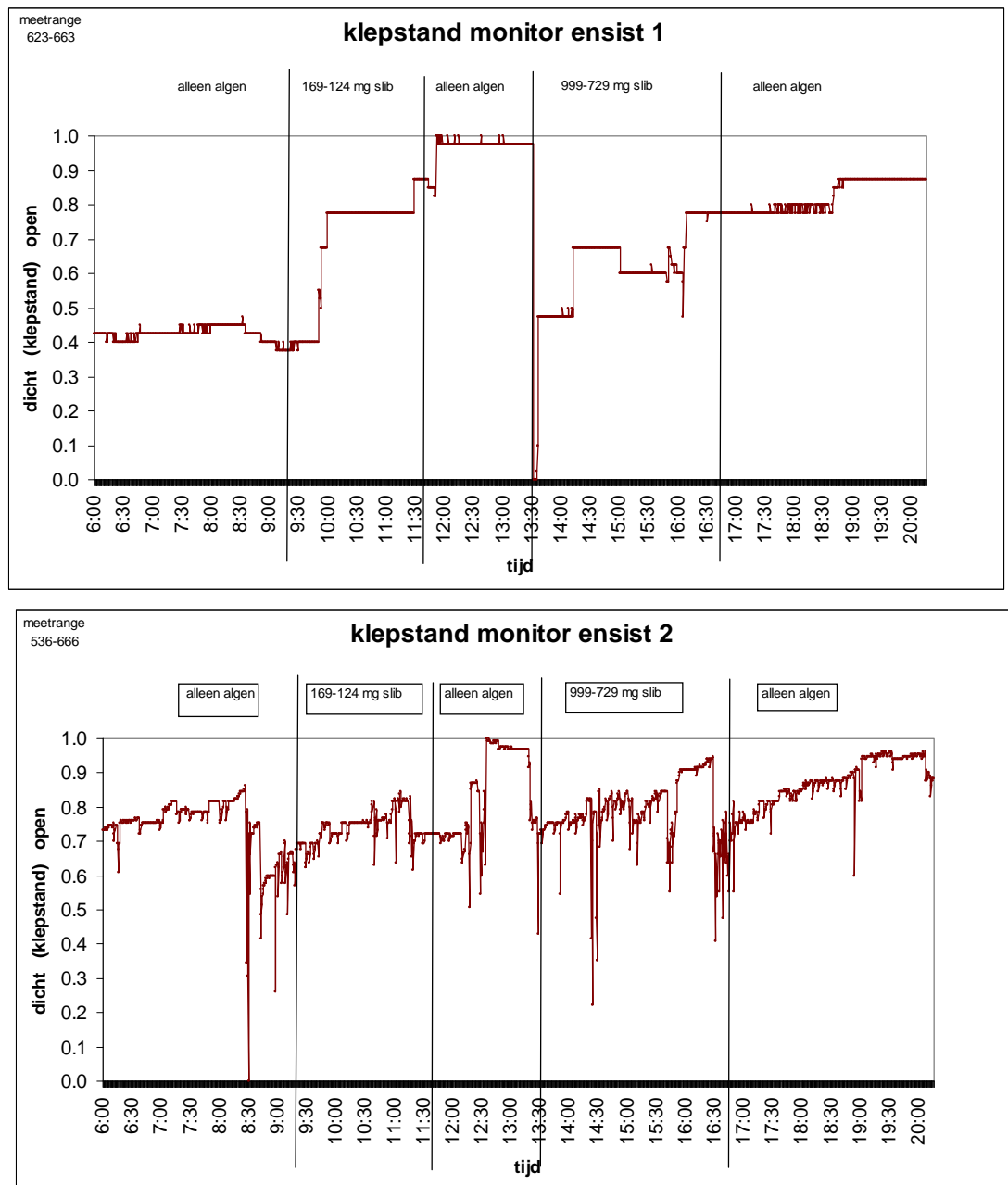


Fig. 12. Relatieve klepstand van *Ensis directus* met en zonder slibbelasting. Slibbelasting was 169 mg per liter aan het begin van de eerste periode tot 124 mg/L aan het eind en 999 mg/L aan het begin van de tweede periode tot 729 mg/L aan het eind. T 4 t/m 8 in vervolg figuren. Het dier dat aangesloten was op Kanaal 3 van de klepstand monitor is tijdens het experiment doodgegaan en zijn kleprespons tov slib ontbreekt daardoor als grafiek.

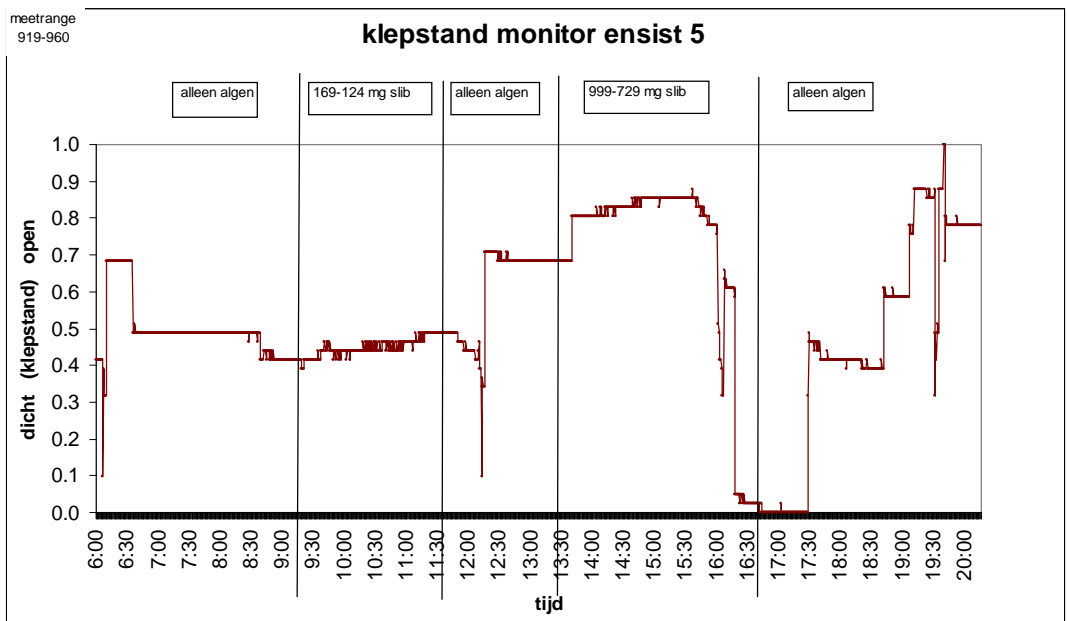
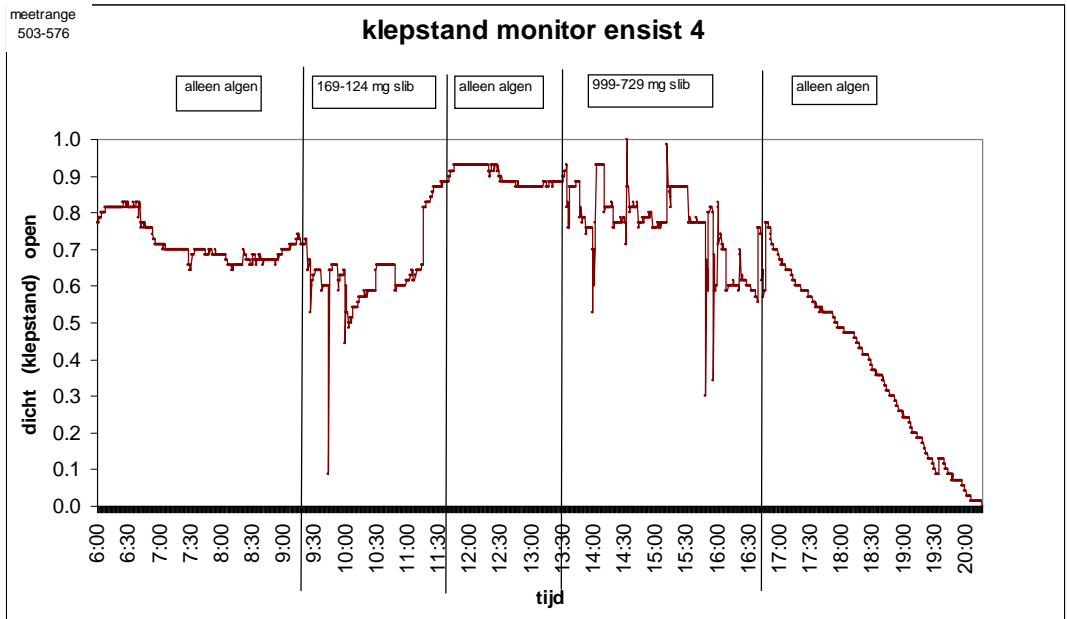
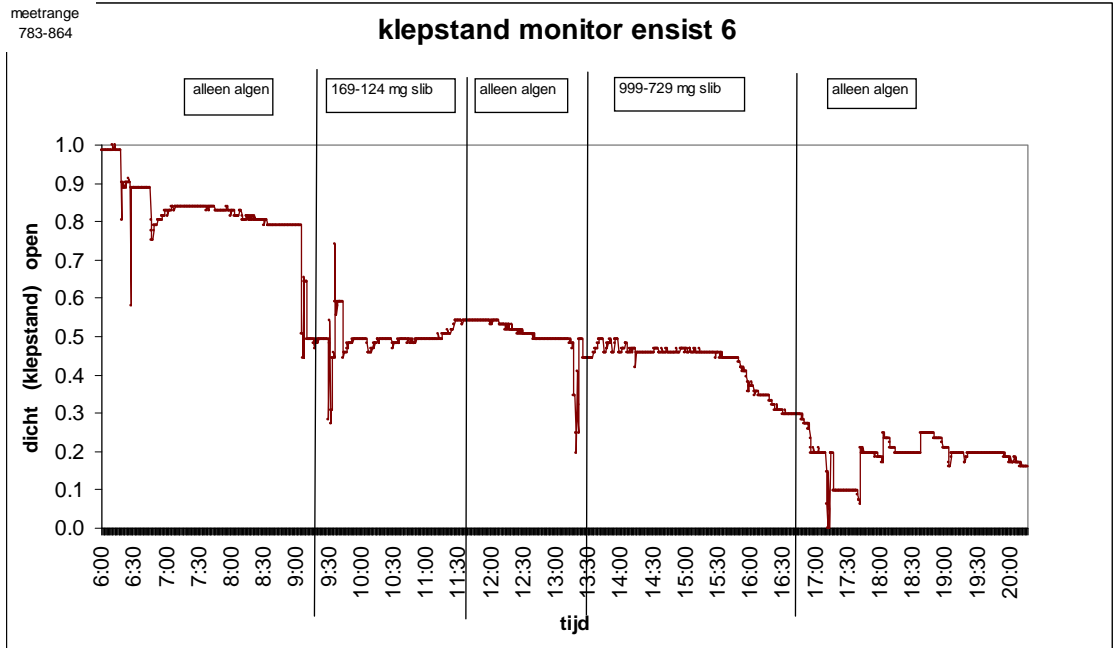


Fig. 12 vervolg. Individu t3 was niet meer in leven gedurende dit experiment. Relatieve klepstand van *Ensis directus* met en zonder slibbelasting. Slibbelasting was 169 mg per liter aan het begin van de eerste periode tot 124 mg/L aan het eind en 999 mg/L aan het begin van de tweede periode tot 729 mg/L aan het eind.

meetrage  
783-864



meetrage  
864-885

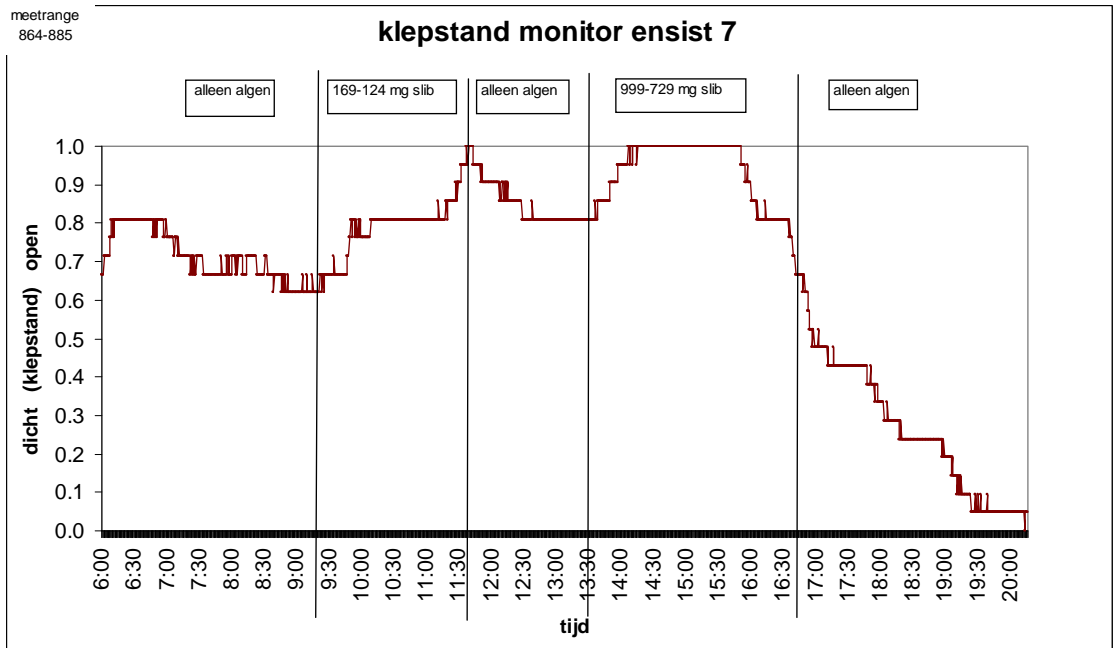


Fig. 12 vervolg. Relatieve klepstand van *Ensis directus* met en zonder slibbelasting. Slibbelasting was 169 mg per liter aan het begin van de eerste periode tot 124 mg/L aan het eind en 999 mg/L aan het begin van de tweede periode tot 729 mg/L aan het eind.

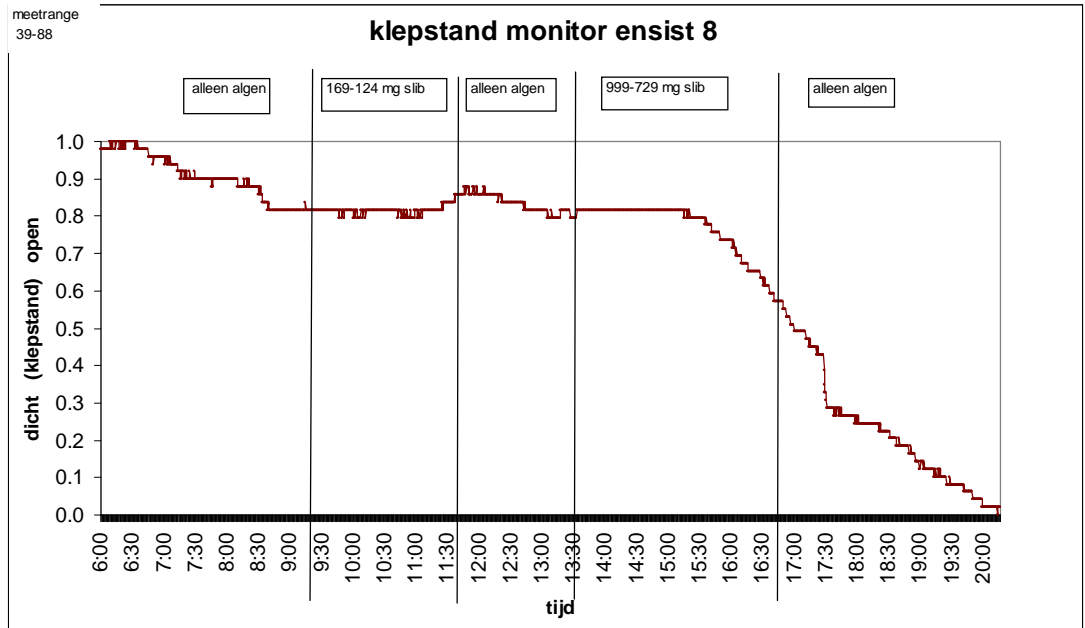


Fig. 12 vervolg. Relatieve klepstand van *Ensis directus* met en zonder slibbelasting. Slibbelasting was 169 mg per liter aan het begin van de eerste periode tot 124 mg/L aan het eind en 999 mg/L aan het begin van de tweede periode tot 729 mg/L aan het eind.

#### Conclusies;

De test waarbij gekeken werd naar de relatie tussen slibbelasting en klepstand respons liet geen consistente verandering in klepstand signaal zien. Sommige dieren wekken de suggestie dat ze bij een hogere slibbelasting hun klep meer sluiten. Het aantal waarnemingen waarin deze relatie getest is, is echter te beperkt en onvoldoende.

## 4. DISCUSSIE & CONCLUSIES

Een belangrijke conclusie van de experimenten is een verlaagde filtratiesnelheid vanaf 200 mg slib per liter. Dit biedt kansen voor het gebruik van *Ensis* als monitor voor slibbelasting. De test met de klepstandmonitor liet echter geen signaal van slibbelasting zien. Dit kan te maken hebben met het feit dat de batch die in deze test is gebruikt ook zonder slib weinig filtratie activiteit vertoonde. Een tweede conclusie is dat er significante verschillen in filtratiesnelheid tussen *Ensis* batches zijn gevonden. Dit betekent dat het filtratiegedrag van de dieren bekend moet zijn alvorens ze in een lander in het veld worden geplaatst. Een derde conclusie betreft de sterfte. Het percentage van 18% geeft aan dat de dieren gevoelig zijn wat mogelijk consequenties heeft voor gebruik in een lander.

### Filtratiesnelheden

De voor *Ensis* gevonden filtratiesnelheden zijn vergeleken met literatuur waarden (Tabel 7). Het is opvallend dat er zeer weinig literatuur bestaat over filtratiesnelheden van *Ensis* soorten. Alleen Shumway et al (1985) hebben filtratiesnelheden van *Ensis directus* vergeleken met andere soorten tweekleppigen. Daaruit blijkt dat de snelheid van *Ensis* het hoogst is van de bestudeerde soorten (0.93 L/h/g). Dit valt in de range van de door ons gemeten waarden (0.2 tot 3 L/h/g drooggewicht). De door Shumway et al (1985) gebruikte *Ensis* was erg klein (gemiddeld 0.08 g drooggewicht) in vergelijking met die van ons (gemiddeld 2.19 g drooggewicht). De hoogste filtratiesnelheden zijn gemeten bij *Crassostrea gigas* (8.7 L/h/g, Bougrier et al 1995).

Filtratiesnelheden van *Ensis* vertoonde een verlaging bij een slibbelasting vanaf 200 mg/L. Tabel 8 geeft informatie over een afname in filtratiesnelheden als gevolg van deeltjes toename in water. De filtratietijd gaat merkbaar naar beneden bij concentraties tussen de 100 en 250 mg/L voor een aan *Ensis* verwante soort (*Solen cylindraceus*). De hoogste geteste slibbelasting is 200-633 mg/L met *Meretrix lusoria*. Hier werd een afname in filtratiesnelheid gemeten. Mosselen zijn in staat de afmetingen van hun kieuwen en palpen aan te passen aan een verhoogd zwevend stof gehalte (Essink et al, 1989). Hierbij zijn concentraties tot 400 mg/l getest. Een dergelijke aanpassing duurt wel enkele maanden. Boven de 50 mg/l veranderen de relatieve afmetingen van de kieuwen en palpen niet meer. Essink et al. (1990) vond een geringere groei van mosselen bij een hoger zwevend stof gehalte. Het vermogen om optimaal voedsel te benutten begint af te nemen bij een zwevend stof gehalte van 50 mg/l en bij meer dan 100 mg/l treedt gewichtsverlies op (Prins & Smaal, 1989). De strandgaper vertoont pas na 15 dagen een verminderde zuurstofopname bij blootstelling aan 100-200 mg/l (Grant & Thorpe, 1991).

### Pseudofaeces

Bij hoge concentraties aan deeltjes in het water beginnen schelpdieren pseudofaeces te produceren. Tabel 5 geeft een overzicht van gemeten pseudofaeces productiesnelheden en drempels bij tweekleppige schelpdieren. Daarbij valt op dat de hoogst geteste deeltjes belasting 90 mg/L is. Dit is laag in relatie tot onze experimenten. Voor de verwante soort *Solen cylindraceus* begint de pseudofaeces productie bij 25 mg/L.

In het huidige onderzoek is de pseudofaeces productie drempel voor *Ensis* niet bepaald. Er is uitsluitend gekeken naar de relatie tussen filtratiesnelheid en klepstand. Of al de uit het water gefiltreerde deeltjes ook daadwerkelijk in de maag terecht zijn gekomen is niet bekend. Voor de vraagstelling of de klepstand monitor te gebruiken is als maat voor de filtratiesnelheid van het dier is dit echter niet relevant. Als de klepstandmonitor als maat voor de groeisnelheid gebruikt gaat worden speelt dit wel een rol. Dan is echter ook informatie nodig over de kwaliteit van het voedsel in verband met de verteerbaarheid. En gegevens over respiratie, excretie en voortplanting. Het meten van groeisnelheden zelf geeft een resultante van al deze processen en is dan een betere parameter dan de klepstandmonitor. De monitor kan dienen voor het in kaart brengen van periodes dat de filtratiesnelheid lager was als gevolg van verhoogde slibconcentraties ten gevolge van bijvoorbeeld zandwinningsactiviteiten.

Tabel 7a. Overzicht van gemeten filtratiesnelheden bij tweekleppige schelpdieren, CR=Clearance Rate, DWT=Dryweight tissue. WW=wet weight SL=shell length in mm, Cs=currentspeed.

Par.	value	unit	species	details	reference
CR	0.2-3.1	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>Ensis directus</i>		our study
CR	0.93	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>Ensis directus</i>	0.083 g DW	Shumway et al. 1985
CR	0.03	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>A. islandica</i>	3.600 g DW	Shumway et al. 1985
CR	0.16	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>P. magellanicus</i>	2.590 g DW	Shumway et al. 1985
CR	0.05	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>C. virginica</i>	1.860 g DW	Shumway et al. 1985
CR	0.15	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>Ostrea edulis</i>	1.898 g DW	Shumway et al. 1985
CR	0.38	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>Mya arenaria</i>	0.748 g DW	Shumway et al. 1985
CR	8.7	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>C. gigas</i>	18 °C	Bougrier et al. 1995
CR	10.8-12.2	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>Spisula subtruncata</i>	8-25 mg DW $l^{-1}$	Mohlenberg & Kiorboe, 1981
CR	17	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>macorcula amurensis</i>		Werner & Hollibaugh, 1993
CR	1.8	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>M. edulis</i>	18 °C	Smaal et al. 1997
CR	1.9	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>C edule</i>	18 °C	Smaal et al. 1997
CR	0.05-0.56	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>C edule</i>	21-38 SL 18°C	Loo & Rosenberg, 1989
CR	0.01-0.82	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>C edule</i>	26-42 SL 14°C	Loo & Rosenberg, 1989
CR	0.04-0.21	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>C.edule</i>	22-36 SL; 3°C	Loo & Rosenberg, 1989
CR	0.05-0.66	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>C.edule</i>	20-34 SL; 11°C	Loo & Rosenberg, 1989
CR	0.4-0.6	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>C edule</i>	Cs 5-45 cm/s	Widdows et al. 2007
CR	2.04-5.8	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>C edule</i>	ent diets were tested	Iglesias et al. 1989
CR	0.24-1.2	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>Hiatella arctica</i>	vel <25.000 cells/ml	Sejr et al. 2004
CR	0.39-0.77	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>Mactra lilacea</i>		Matthews et al. 1989
CR	0.53-0.92	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>Donax serra</i>		Matthews et al. 1989
CR	0.67	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>M. meretrix</i>	22°C; 1 yr old	Zhuang & Wang, 2004
CR	0.43	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>M. meretrix</i>	22°C; 2 yr old	Zhuang & Wang, 2004
CR	0.34	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>M. meretrix</i>	22°C; 3 yr old	Zhuang & Wang, 2004
CR	0.29	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>M. meretrix</i>	22°C; 4 yr old	Zhuang & Wang, 2004
CR	0.4	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>Ostrea edulis</i>	10°C	Haure et al. 1998
CR	0.5	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>Ostrea edulis</i>	15°C	Haure et al. 1998
CR	0.9	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>Ostrea edulis</i>	20°C	Haure et al. 1998
CR	1.7	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>Ostrea edulis</i>	25°C	Haure et al. 1998
CR	2.8	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>Ostrea edulis</i>	30°C	Haure et al. 1998
CR	1-5-4.8	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>C. edule</i>	5-10°C	Riisgard et al. 2003
CR	0.7-4.9	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>Mytilus edulis</i>	8-18°C	Riisgard et al. 2003
CR	1.3-4.7	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>Mya arenaria</i>	7-11°C	Riisgard et al. 2003
CR	0.77-0.06	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>Rangia cuneata</i>	Sal 5‰; 23°C	Holley et al. 1987
CR	0.22-0.03	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>Rangia cuneata</i>	Sal 15‰; 23°C	Holley et al. 1987
CR	0.08-0.02	$l\ h^{-1}\ g^{-1}$ DWT	<i>Rangia cuneata</i>	Sal 25‰; 23°C	Holley et al. 1987

Tabel 7b. Overzicht van gemeten filtratiesnelheden bij tweekleppige schelpdieren, CR=Clearance Rate, PR=pumping Rate; FR= Filtration Rate; DWT=Dryweight tissue. WW=wet weight SL=shell length in mm, Cs=currentspeed; prtcl=particles

Par.	value	unit	species	details	reference
CR	4220	cells/l/h × 10 <sup>3</sup>	<i>Ostrea edulis</i>		Shumway et al. 1987
CR	5000	cells/l/h × 10 <sup>3</sup>	<i>P. magellanicus</i>		Shumway et al. 1987
CR	6240	cells/l/h × 10 <sup>3</sup>	<i>Mya arenaria</i>		Shumway et al. 1987
CR	9020	cells/l/h × 10 <sup>3</sup>	<i>Mytilus edulis</i>		Shumway et al. 1987
CR	5420	cells/l/h × 10 <sup>3</sup>	<i>S. solidissima</i>		Shumway et al. 1987
CR	8320	cells/l/h × 10 <sup>3</sup>	<i>C. virginica</i>		Shumway et al. 1987
CR	0.2-1.1	l h <sup>-1</sup> individual	<i>Atrina zelandica</i>		Ellis et al. 2002
PR	< 6.2	l h <sup>-1</sup> g W W	<i>M. edulis</i>	10-20°C	Sukhotin et al 2003
FR	10-160	total dry mg h <sup>-1</sup>	<i>C. edule</i>	10-90 mg/l prtcls	Hawkins et al. 1998
FR	10-150	total dry mg h <sup>-1</sup>	<i>C. gigas</i>	10-90 mg/l prtcls	Hawkins et al. 1998
FR	10-200	total dry mg h <sup>-1</sup>	<i>M. edulis</i>	10-90 mg/l prtcls	Hawkins et al. 1998
FR	6-11	mg h <sup>-1</sup>	<i>Spisula subtruncata</i>	10-30 mg/l prtcls	Rueda & Smaal, 2002

Tabel 8. Overzicht van gemeten afname in filtratiesnelheden als gevolg van deeltjes toename in water bij tweekleppige schelpdieren.

particle increase	clearance rate change	species	reference
1.0 to 3.0 mg/l	5.0 to 2.0 l/h	<i>Placopecten magellanicus</i>	Bacon et al., 1998
1.0 to 3.0 mg/l	3.0 to 1.5 l/h	<i>Mya arenaria</i>	Bacon et al., 1998
1 to 15 mg/l	19 to 6 l/h	<i>Placopecten magellanicus</i>	Cranford and Gordon, 1992
3 to 20 mg/l	2 to 1 l/h	<i>Saccostrea commercialis</i>	Kesarcodi-Watson et al., 2001
2 to 6 mg/l	0.5 to 1.2 l/h	<i>Meretrix meretrix</i>	Zhuang and Wang, 2004
6 to 10 mg/l	1.2 l/h	<i>Meretrix meretrix</i>	Zhuang and Wang, 2004
10 to 18 mg/l	1.2 to 0.2 l/h	<i>Meretrix meretrix</i>	Zhuang and Wang, 2004
100 to 250 mg/l	85% to 40%	<i>Solen cylindraceus</i>	De Villiers and Hodgson, 1993
1 to 2 mg/l	2 to 1 mg/h	<i>Cerastoderma edule</i>	Navarro et al., 1992
200 to 633 mg/l	0.042 to 0.014 l/h/g	<i>Meretrix lusoria</i>	Chien and Hsu, 2006
8 to 25 mg/l	10.8-12.2 l/h/g	<i>Spisula subtruncata</i>	Mohlenberg & Kiorboe, 1981
1000-27000 cells/ml	0.6 to 0.12 l/h	<i>Hiatella arctica</i>	Sejr et al., 2004
From 700 x10 <sup>3</sup> cells/ml threshold for reduction	From 12.5 l/h downwards	<i>Mytilus edulis</i>	Foster-Smith, 1975
From 150 x10 <sup>3</sup> cells/ml threshold for reduction	From 1.3 l/h downwards	<i>Cerastoderma edule</i>	Foster-Smith, 1975
1.5 x10 <sup>3</sup> cells/ml threshold for reduction	From 1.3 l/h downwards	<i>Venerupis pullastra</i>	Foster-Smith, 1975

Tabel 9. Overzicht van gemeten pseudofaeces productiesnelheden en drempels bij tweekleppige schelpdieren.

particle increase	pseudofaeces production rate or threshold	species	reference
1.0 to 3.0 mg/l	~0.1 to 0.3 mg/h/gr	<i>Placopecten magellanicus</i>	Bacon et al., 1998
7.0 to 14.0 mg/l	~2.0 mg/h/gr	<i>Placopecten magellanicus</i>	Bacon et al., 1998
1.0 to 14.0 mg/l	0.1 to 0.4 mg/h/l	<i>Mya arenaria</i>	Bacon et al., 1998
	~2.0 mg/l	<i>Placopecten magellanicus</i>	Cranford and Gordon, 1992
2, 5, 10 and 15 mg/l bentonite	0.2, 4.5, 12.0 and 16.2 mg/h	<i>Placopecten magellanicus</i>	Cranford and Gordon, 1992
20 to 90 mg/l	10-20 to 150 mg/h	<i>Cerastoderma edule</i>	Hawkins et al., 1998
20 to 90 mg/l	10-20 to 130 mg/h	<i>Crassostrea gigas</i>	Hawkins et al., 1998
20 to 90 mg/l	10-20 to 180 mg/h	<i>Mytilus edulis</i>	Hawkins et al., 1998
25 to 50 mg/l	< 5 to 10-50 mg/h	<i>Solen cylindraceus</i>	De Villiers and Hodgson, 1993
	10-20 x10 <sup>3</sup> cells/ml	<i>Mytilus edulis</i>	Foster-Smith, 1975
	40-50 x10 <sup>3</sup> cells /ml	<i>Cerastoderma edule</i>	Foster-Smith, 1975
	50-75 x10 <sup>3</sup> cells /ml	<i>Venerupis pullastra</i>	Foster-Smith, 1975
<3 mg/l food concentration	<0.3 proportion	<i>Saccostrea commercialis</i>	Kesarcodi-Watson et al., 2001
From 10 mg/l	From 0.02 g/h	<i>Mytilus edulis</i>	Kooijman, 2006

## 5. AANBEVELINGEN

Voor een betrouwbaar gebruik van de klepstandmonitor en het verkrijgen van parameters voor het voorspellen van groei worden de volgende experimenten voorgesteld:

### I. *In situ* proeven

Om een beter beeld te krijgen van het interne ritme van *Ensis* kan een proef in de NIOZ haven worden uitgevoerd waar *Ensis* uitgerust met de klepstandmonitor langdurig wordt gevolgd. Omgevingsparameters zoals temperatuur en voedselaanbod en turbiditeit worden gelijktijdig gemonitord. Daarmee kan geprobeerd worden verbanden te leggen tussen de verschillende grootheden. Daarnaast kan een korte deployment in een lander worden uitgevoerd met eenzelfde oogmerk toegepast worden.

### II. Groei bij optimaal algenaanbod

Doel van dit experiment is de voederconversie te bepalen en of de klepstandmonitor en buisjes opstelling een normale groei geeft of dat er groeiverschillen optreden met een blanco. Met behulp van de recentelijk door IMARES ontwikkelde algendoseerder kan een opstelling worden gemaakt waarbij de algenconcentratie constant op een bepaald niveau gehouden kan worden en de clearance van *Ensis* bepaald hoeveel algen er worden toegevoegd. Hieruit kan informatie worden verkregen over de voederconversie: hoeveel algenbiomassa levert hoeveel groei.

### III. Groei bij verschillende slib en algenconcentraties

Doel van dit experiment is referentiewaarden van groei onder gecontroleerde omstandigheden te bepalen om resultaten uit het veld te kunnen interpreteren. Het effect van slib op de groei kan afhankelijk zijn van het aanwezige algenaanbod. Door verschillende slibgehalten bij verschillende algenconcentraties te testen kan hier inzicht in worden verkregen. Er zullen twee slibconcentraties waarbij een verminderde clearance is gemeten (S1 en S2) en twee slibconcentraties waarbij geen reductie is gevonden (S3 en S4) worden getest, bij twee algen concentraties (voorjaarsbloei A1 en winter A2), dus 8 behandelingen. In dit experiment kan ook de pseudofaeces drempel worden bepaald.

## 6. Dankwoord

Graag bedanken wij de volgende personen voor hun bijdrage aan dit project: Wout Abbink, Annemarie Bosman, Emiel Brummelhuis, Ad van Gool, Stephanie Grass en Johan Jol (IMARES), Ruud Groenewegen, Edwin Keijzer (NIOZ) voor hun technische ondersteuning. Verder bedanken we van het RWS MEP team Marcel Rozemeijer, Johan de Kok, Saa Kabuta en John de Ronde voor hun commentaren, suggesties en aanvullingen op eerdere versies van dit rapport..

## 7. LITERATUUR OVERZICHT *ENSIS DIRECTUS*.

### Taxonomie

*Ensis directus* behoort tot de Lammellibranchiate molluscan, van de familie Pharrellidae. Schelpen die tot deze familie behoren zijn allemaal langerechte schelpen die langer dan breed zijn. In Nederland wordt het type schelp als scheermessen, mesheften of zwaardscheden aangeduid. Ze zijn gelijkleppig en aan beiden einden gapend. Bij een ingegraven *Ensis* zit de slotband aan de onderzijde. De siphonen zitten aan de andere schelpzijde. De siphonen zijn omgeven door kransjes van cirri.

In Europa kennen we een aantal inheemse soorten. Onderscheidende kenmerken die voor *Ensis directus* genoemd worden, zijn de schelpkromming t.o.v. de lengte, de paarse kleur aan de binnenzijde van de schelp en de gebogen/gekronkelde mantelbocht, de lengte van het voorste spierindruksel en de verhouding tussen schelpbreedte en lengte. Toch is het onderscheid van *Ensis directus* t.o.v. de inheemse soorten niet altijd even makkelijk. Met name verwarring met *Ensis arquatus* is mogelijk. Te meer daar verhoudingsmaten tussen lengte en breedte nogal kunnen variëren en niet alle exemplaren van *E. directus* even krom zijn (Zie o.a. Severijns, 2002; deBruyne, 2004; en deBruyne en de Boer, 2008; Cosel, 2009). Een ander type verwarring komt voort uit het feit dat er binnen Europa twee namen door elkaar worden gebruikt. Zowel *Ensis directus* als ook *Ensis americanus*. Telkens wordt echter dezelfde, geïntroduceerde, soort bedoeld. De naamsverwarring kan teruggevoerd worden op een publicatie van van Urk (1972). Armonies en Reise (1999) gebruiken de naam *Ensis americanus*, maar in 2004 concludeert Severijns dat het niet verantwoord is om de recente nieuwe soort in onze kustwateren daadwerkelijke "*E. americanus*" te noemen. Het onderscheid van kenmerken waarop van Urk zich heeft gebaseerd vertoont erg veel overlap en de hoeveelheid materiaal die van Urk bestudeerde was nogal beperkt. Recentelijk is een compleet overzicht gegeven van de Atlantische soorten van *Ensis* (Cosel, 2009). In de publicatie van van Cosel (2009) wordt in meer detail ingegaan op naamgeving. Hier hanteren wij de naam *Ensis directus*.

### Verspreiding en Habitat

*Ensis directus* heeft zich aan het einde van de 70er jaren van de vorige eeuw als nieuwe soort in noordwest Europese kustwateren gevestigd. Oorspronkelijk komt de soort voor langs de Amerikaanse oostkust tussen Labrador en south Carolina en Florida .

De soort werd waarschijnlijk als larve met ballast water in de Duitse bocht geloosd (Cosel, Dörjes & Mühlenhardt-Siegel 1982) en van daaruit verspreidde de soort zich zeer snel in noord en zuidwaardse richting. In 1987, 9 jaar na de eerste vondst in de Duitse Bocht wordt ze al op Belgische stranden aangetroffen (Kerckhof 1987, 1988a, 1988b). Dit ondanks dat de overheersende waterstroom langs de Hollandse kust in noordwaardse richting is. Ook in noordwaardse richting is de soort opgerukt. Al in de 90er jaren komt ze verspreid voor langs zuid Scandinavische kusten tot in het zuidwestelijke deel van de Oostzee. Ook heeft de soort zich dan uitgebreid tot de oost Engelse kust en de Engelse Kanaal kust. Severijn (2002) geeft een heel uitgebreid overzicht van de verspreiding en kolonialisatie van nieuwe gebieden door *E. directus* en heeft dat samengevat in een handzame kaart (Figuur 13). Van Cosel (2009) geeft een vrij gedetailleerde beschrijving van de verspreiding in langs de Europese kust.



© VLIZ

Figuur 13 opmars van *Ensis directus* in Noordwest Europese wateren. From; VLIZ Alien Species Consortium (2008).

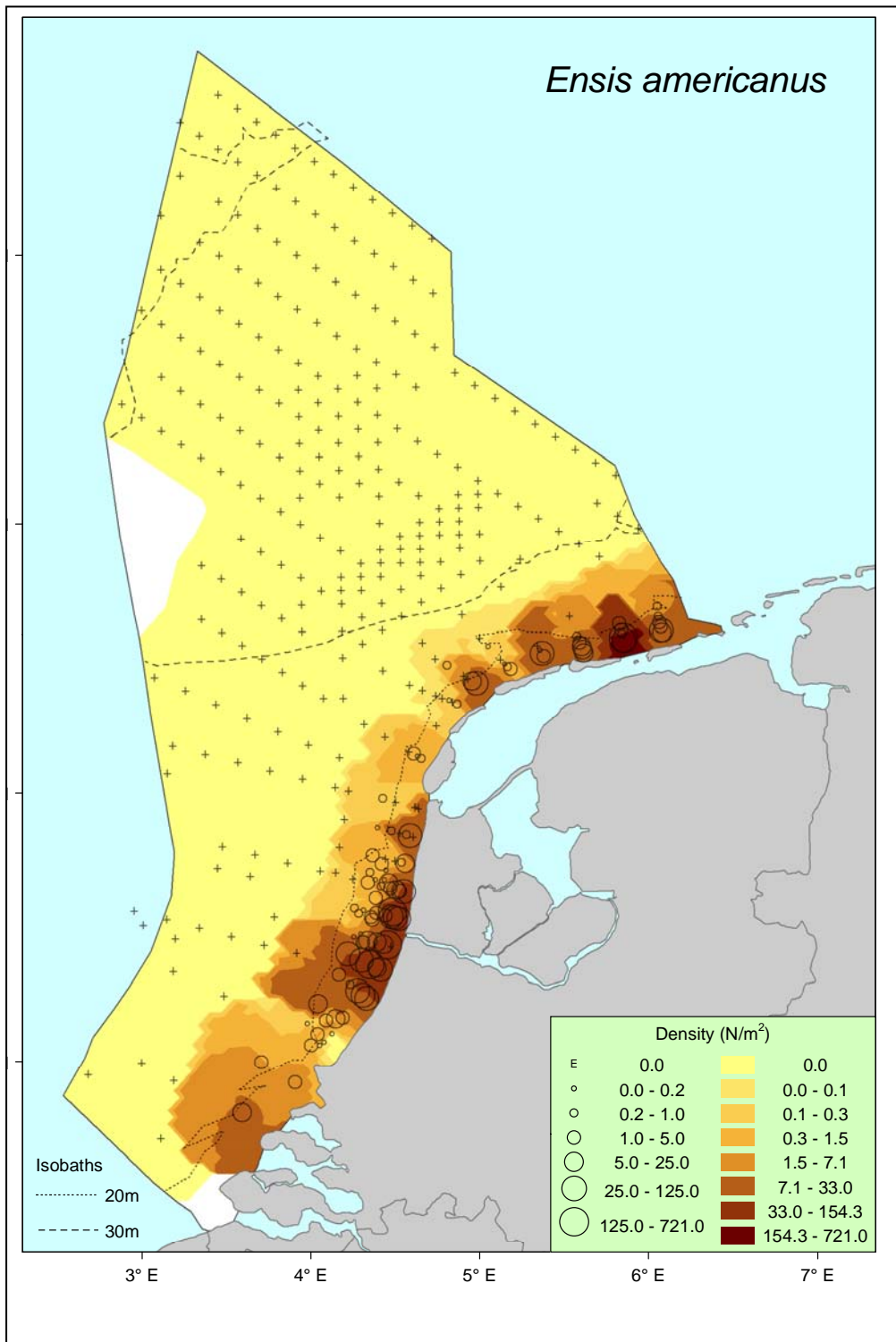
Het oprukken van de soort langs de Franse (rotskusten) lijkt iets langzamer te gaan dan langs de Nederlandse en Belgische kust, maar inmiddels (2006) is de soort tot in de Bay de Seine doorgedrongen (Dauvin et al, 2006). Omdat het oprukken van *E. directus* tegen de overheersende waterstroom in langs de Franse kust gebeurt, speculeren zij dat er misschien sprake is van een secundaire introducties via ballast water van schepen die meer noordelijke havens hebben aangedaan. Maar ze erkennen dat door wind gedreven afwijkende water circulatie patronen ook de mogelijkheden kunnen bieden. Feitelijk moet dit ook langs de Nederlandse en Belgische kust gebeurd zijn, waar de soort zich ook tegen de richting van de reststroom in heeft verspreid. De verspreiding vanuit de Duitse bocht in zuidwaardse richting langs de hollandse kust suggereert ook inderdaad dat verspreiding van een invasieve soort ook tegen de schijnbare residuele stroom in kan gaan. Wel is de voortgang trager; in geval van *E. directus* ongeveer de helft (Armonies, 2001).

### Habitat

In zijn oorspronkelijk leefgebied langs de Amerikaanse oostkust komt *E. directus* voor zowel het getijde en sublittorale gebied in sedimenten die uitéénlopen van fijnzandige tot slibbige bodems. Ook langs onze kust lijkt de soort deze habitats te verkiezen. In de Waddenzee komt de soort zowel sublittoraal als littoraal voor. Langs de noord en zuidhollandse kust wordt ze met name dicht onder de kust gevonden veelal in wat slibrijkere sedimenten. Toch is het onduidelijk waarom de soort verder uit de kust niet voorkomt. Dauvin et al (2006) vonden voor de populatie in en rondom de Seine monding geen significante relatie met sediment parameters. Volgens Beukema en Dekker (1995) komen de hoogste dichtheden juist voor in mobiele zanden in ondiepe sublittorale gebieden. Op de diepere littorale delen van de getijdeplaten worden meestal juvenielen gevonden (Swennen et al, 1985).

Steenbergen en Escaravage (2006) hebben het voorkomen van *Ensis directus* in de Voordelta gemodelleerd. Belangrijke verklarende factoren waren, maximale stroomsnelheid bij springtij en zoutgehalte. Ten opzichte van ander schelpdiersoorten was totaal verklaarde deviantie in hun model voor *Ensis directus* echter laag (17%). Dit kan betekenen dat het een soort is met zeer brede, aspecifieke omgevings eisen, maar het kan ook betekenen dat de meest relevante omgevingsvariabelen niet in het model waren opgenomen.

In hun oorspronkelijk verspreidingsgebied wordt *E. directus* tot op 100 meter diepte gevonden. Voor de Noordzee lijkt de verspreiding beperkt te zijn tot de kustzones tot op een diepte van 20 tot 30 meter. Dichtheids gradiënten dwars op de kust lijken zeer scherp te zijn, maar een heel volledig beeld van de sublittorale verspreiding in de Noordzee bestaat niet. Een NIOZ survey tussen 2006 en 2008 van het NCP suggereert dat de soort inderdaad beperkt is tot de kust zone, maar tot op heden is niet al het beschikbare schelpmateriaal tot in detail gedetermineerd (Figuur 14). Op grond van de verspreiding in de Waddenzee valt op te maken dat de soort als eury-halien te beschouwen is.



Figuur 14. Verspreiding en dichtheden van *E. directus* (*americanus*) op het NCP zoals bepaald tussen 2006 en 2008 met behulp van de NIOZ benthos schaaf. ©NIOZ shelf seas group; (Witbaard, Duineveld, Bergman, Watmouth, Lavaleye)

## Ecologie/biologie

Meestal zitten dieren rechtop ingegraven in het sediment met de siphonen net op of onder het zand oppervlak. Normalerweise steken er geen duidelijke schelpdelen boven het zand uit. *Ensis* soorten kunnen zich razendsnel ingraven door water langs hun voet in het sediment te spuiten. Het zand wordt "vloeibaar" waarin de voet wordt uitgestrekt. Daarna zet het dier de onderzijde van de voet uit zodat het als anker dient. Aan dit anker trekt het dier zich naar beneden het sediment in (zie Drew, 1907, Younge, 1949, Ansell & Trueman, 1967).

Vogens Schiedeck en Zebe (1987) heeft *Ensis directus* een beperkte tolerantie voor hypoxia. Waardoor de soort beperkt zou blijven tot die gebieden die permanent gemengd zijn en zuurstof concentraties niet te veel kunnen dalen o.i.v. stratificatie. Dit zou een goede verklaring zijn voor de geobserveerde verspreiding in het ondiepe deel van de Europese kustzones en voor de gevoeligheid van deze soort bij gebruik als proefdier.

*Ensis* soorten hebben een z.g. vierde palliale aperture. Dit is een onvolledige fusie van de anteriore mantelranden. Deze structuur doet waarschijnlijk dienst als veiligheidsklep voor te hoge waterdruk tijdens het ingraven (m.b.v. waterjet). Rondom deze vierde apertuur zijn palpen/lobben aanwezig die voor een aantal soorten (indien levend gevangen) goede determinatie kenmerken vormen (Holmes, 1951).

## Dichtheden

Alle waarnemingen suggereren hetzelfde beeld; in slechts 2 decennia is *Ensis directus* de meest algemene tweekleppige soort langs onze kust geworden. Goudswaard et al (2006) schatten op grond van bestandsurveys dat het om alleen al 65 miljard dieren gaat langs de Nederlandse kust. Hoewel we nog maar weinig weten omtrent de ecologische niche die deze nieuwe soort inneemt, is aannemelijk dat de invloed van *E. directus* op het kust ecosysteem substantieel is.

Dichtheden die gerapporteerd worden lopen uiteen van enkele dieren tot meer dan 2000/m<sup>2</sup> in het Duitse deel van de Waddenzee (Armonies en Reise, 1999). Ook in de Wash (zuid oost Engeland) worden broed-dichtheden in het voorjaar van 2000 ind/m<sup>2</sup> gevonden (Palmer, 2004) en dichtheden in de sublittorale Noordzee kustzone zijn met 1500 ind/m<sup>2</sup> gelijkwaardig (Armonies & Reise, 1999). Witbaard et al (ongepubliceerd) vindt boven de Nederlandse Wadden eilanden lokaal dichtheden van meer dan 1800 dieren / m<sup>2</sup>. De overleving van de eerste jaarklasse wordt over het algemeen laag ingeschat, d.w.z. 1-7 %, hoewel Armonies en Reise (1999) voor hun locatie vonden dat ruim 57% overleving plaatsvond. NIOZ waarnemingen in de Noordzee kustzone laat zien dat per boxcore tussen de 50 en 60 halfwas dieren kunnen zitten. Hetgeen op een dichtheid van 300 dieren per m<sup>2</sup> wijst. Dit stemt overeen met dichtheden die voor de Belgische kust, en die langs de Hollandse Kust worden gerapporteerd. In hun bestands survey in 2008 vonden Goudswaard et al (2008) een maximale dichtheid van 385 individuen / m<sup>2</sup> (kleine dieren) Voor grote dieren (schelpbreedte groter dan 16 mm) vonden ze 27 individuen per m<sup>2</sup> (Goudswaard et al, 2008). Lokaal worden er langs de hollandse kust 8 tot 9 volgroeide (>10cm) dieren per boxcore aangetroffen. Dit komt neer op een dichtheid van ongeveer 100 dieren / m<sup>2</sup>. Langs de Franse kust worden dichtheden van 2 tot 78 dieren per m<sup>2</sup> gevonden (Dauvin et al, 2006). Degraer et al, 2007 vonden langs de Belgische kust dichtheden van 62 ind/m<sup>2</sup>. Voor de Canadese Oostkust vond Kenchington et al (1998) dichtheden in het littoraal van 24 dieren/m<sup>2</sup>. Alle waarnemingen wijzen op het feit dat de soort vrijwel overal in staat is sterke populaties op te bouwen.

## Biomassa.

Armonies en Reise (1999) komen voor het door hun bestudeerde deel van de Waddenzee tot een gemiddelde biomassa van 78 gram AFDW/m<sup>2</sup> wat 66% bedraagt van de totale biomassa aldaar. In de sublittorale delen van de Waddenzee en de Noordzee worden biomassa's van respectievelijk 667gram en 250 gram afdw/m<sup>2</sup> gevonden (Armonies en Reise, 1999). Beukema en Dekker (1995) vonden op de wadplaten van het Balgzand (Nederlandse Waddenzee) dichtheden van 144 dieren /m<sup>2</sup> met een maximale biomassa van 17.4 gram AFDW/m<sup>2</sup>. Goudswaard et al (2008) vinden een maximale biomassa voor grote dieren van 813 gram versgewicht/m<sup>2</sup>; Voor de kleine dieren bedroeg de maximale berekende biomassa 927 gram versgewicht/m<sup>2</sup>. Kortom een zeer dominante soort ook qua biomassa.

## Voortplanting.

De leeftijd waarop *Ensis directus* reproductief actief worden is niet bekend, maar waarschijnlijk is dat al na het eerste jaar. Dieren zijn van gescheiden geslacht. De meeste *Ensis* soorten kennen 1 of twee reproductieve pieken per jaar (Darriba et al, 2004; Cardoso et al, 2009), zo ook *Ensis directus*. *Ensis directus* zet eieren af in maart en april (Mühlenhardt-Siegel et al, 1983). Jaren met succesvolle broedval wisselen af met mindere jaren en in dat opzicht wijkt de settlement van *Ensis directus* niet af van andere

tweekleppigen of verwante soorten (Del Piero & Del Caprille, 1998). Oorzaken hiervoor zijn moeilijk aan te geven. Eerder genoemde auteurs vermoeden dat voor *Ensis ensis* competitie om ruimte een rol speelt. Voor *Ensis directus* in de Waddenzee spelen waarschijnlijk de combinatie een koude winter en afwezigheid van predatie ten tijde van settlement een rol (Strasser & Gunther, 2001). Cardoso (2009) bestudeerde voor een populatie in de Waddenzee het gewichtsverloop van het lichaam en de gonaden. Bij *E. directus* is slechts een klein deel van de totale lichaamsmassa, gonaden weefsel. Volgens Cardoso maximaal 2.5 %. Het is niet duidelijk of dit normaal is. Bij andere soorten (o.a. *Ensis arcuatis*) is het aandeel aanmerkelijk groter, tot zelfs 1/3 van het totale gewicht. In *Ensis arcuatis* is de voortplanting en de aanleg van gonaden gekoppeld aan de seizoensvariatie in voedselbeschikbaarheid (Darriba et al 2005a; 2005b; 2004). Tijdens de planktonbloei wordt in de sluitspieren en de voet glycogeen opgeslagen. Vetten worden opgeslagen in de spijsverteringsklier. Ten tijde van de gametogenese worden deze reserve stoffen vrijgemaakt. Het lijkt aannemelijk om dit ook voor *Ensis directus* te veronderstellen. De basis voor de gonadengroei wordt daarmee al gelegd in het seizoen voorafgaand aan de daadwerkelijke voortplantingsperiode.

Uit de studie van Cardoso (2009) bleek dat de gewichtsindices maximaal zijn in augustus en minimaal in april. Gonaden indices daarin tegen laten een omgekeerde trend zien. Zij zijn juist in april het hoogst. Op grond hiervan is duidelijk dat de belangrijkste voortplantingsperiode plaatsvindt in april - mei. Dit komt goed overeen met de resultaten van Kenchington et al (1998) die ook 1 voortplantingsperiode voor *Ensis directus* langs Canadese oostkust vond. Pulfirch (1997) die naar de aanwezigheid in de waterkolom van o.a. *Ensis* larven keek vond dat ze dominant aanwezig waren en een piek vertonen in het vroege voorjaar (1000 larven per m<sup>3</sup>) maar ook verder gedurende een groot deel van het jaar in aanzienlijke aantallen aanwezig zijn. Gezien de larvale ontwikkelingsduur van ongeveer een maand, moet dit betekenen dat er meerdere pieken van voortplantingsactiviteit zijn. Omdat over een groot deel van het jaar larven aanwezig zijn worden er per jaarklasse vaak verschillende groottes van dieren gevonden. Cardoso et al (2009) vindt inderdaad voor de Waddenzee populatie aanwijzingen dat een tweede kleine voortplantingspiek plaats heeft aan het eind van de zomer (augustus en september). Voor de Atlantische populatie van *Ensis macha* worden eigenlijk het hele jaar door geslachtsrijpe vrouwtjes gevonden (Baron et al, 2004). Dit zou ook voor *E. directus* zou kunnen gelden en kunnen verklaren waarom er over gehele jaar verspreid larven gevonden worden.

Het larvale stadium van *Ensis directus* is met een maand relatief lang waardoor de larven zich over grote afstanden kunnen verspreiden. Larven van 5 tot 11 dagen oud zijn 100 tot 200 micron groot (Kenchington et al. 1998). Bij een lengte van 1.7 mm krijgen de dieren al de langgerekte vorm (Kenchington et al, 1998). In 2.5 maand zijn de dieren 7-9 mm groot.

Reeds gesettelde dieren (tot 55 mm lengte) kunnen zich secundair verplaatsen door byssus drifting (Armonies en Reise, 1999; Essink, 1985). Verder zijn dieren van enkele cm lengte heel actief met hun gespierde voet en kunnen zich daarmee, toch nog aanzienlijk verplaatsen.

## Leeftijd en groei

In enkele studies is gekeken naar leeftijd en groei van *E. directus*. Volgens Armonies en Reise (1999) en Wijsman et al (2006) worden de meeste dieren niet ouder dan 2 tot 4 jaar. De schelpenlengte van 4 jaar oude dieren varieert tussen de 13 en 15 cm. Met name jonge dieren van dezelfde leeftijd kunnen sterk in grootte verschillen. De verschillen worden kleiner naarmate de dieren ouder worden (Wijsman et al, 2006). Armonies en Reise (1999) vonden 1 dier van 7 jaar oud. Dit dier had een totale schelpenlengte van 18.6 cm. Volgens Lambert (1994) bereikt *Ensis directus* een schelpenlengte van 80 mm in twee jaar. Na 5 jaar is het dier ongeveer 15 cm lang. Cosel (2009) vermeldt dat *E. directus* bij New Foundland ongeveer 20 jaar oud wordt.

Van de andere *Ensis* soorten in de Noordzee wordt met name *Ensis silqua* geacht aanmerkelijk ouder te kunnen worden. Voor die soort worden leeftijden genoemd van 19 tot 25 jaar (Fahey & Gaffney, 2001; McKay, 1992).

Groei heeft voornamelijk in het voorjaar en zomer plaats. Kenchington (1998) vond wel groei in de winter maanden (october en april) maar de snelheid was laag.

In het littoraal is de groei negatief gecorreleerd met de hoogte op de getijde plaat (Beukema & Dekker, 1985). Dit heeft te maken met de immersie tijd en daardoor de tijd dat de dieren kunnen fourageren. Volgens Armonies en Reise (1999) behalen dieren optimale groei tussen de 0 en 20 meter diepte maar de hoeveelheid materiaal die ze kunnen vergelijken is nogal beperkt. Op grond van een vergelijking van groeisnelheden vermoedt Palmer (2004) dat er bij de hoge dichtheden waarin *E. directus* voorkomt, sprake is van intraspecifieke concurrentie. Groeisnelheden in gebieden met lage dichtheden liggen hoger dan in gebieden waar de dichtheden zeer hoog zijn. Freudenthal et al (2009) laat in experimenten zien dat verstoring als gevolg van vogelpredatie leidt tot lagere groeisnelheden van *Ensis directus* en een lagere "bodymass index". Mogelijkerwijs is dit een effect van herhaalde verstoring met als gevolg verminderde voedselopname en tegelijkertijd extra energie verbruik door herhaaldelijk ingraven als gevolg van de verstoring. Groei en productie van *Ensis directus* langs onze kust lijkt in ieder geval veel hoger te zijn dan van *E. arcuatis* in twee schotse bedden waar die geëxploiteerd werden. Op grond van de lage P/B ratio en secundaire productie zien Hauton et al (2007) *E. Arcuatis* als een typische K-strategie. Hoewel P/B ratios

voor *E. directus* nooit gemeten zijn doen de beschikbare veldgegevens m.b.t. groei en populatie aanwas vermoeden dat ze een nogal opportunistische soort is die als R-strategie gekarakteriseerd zou kunnen worden.

Massa sterfte komt vooral voor in het voorjaar en de winter. Meest waarschijnlijke oorzaak volgens (Muhlenhardt-Siegel, 1983) zou energie uitputting na voortplanting zijn. Dit verklaart echter niet waarom ook jonge, kleine dieren sterven. Andere mogelijke oorzaak is de combinatie van lage wintertemperatuur en daardoor gereduceerd graafvermogen in samenhang met sterke winterstormen. De combinatie van deze twee factoren maakt dat de dieren kwetsbaar worden voor winterstormen en daardoor wegspoelen.

Inderdaad worden er in het winterseizoen vaak dikke pakketten nog levende *Ensis directus* op het strand aangetroffen. De gevoeligheid van deze soort voor lage temperaturen is nogal onduidelijk omdat Armonies et al (2001) uiteenlopende resultaten rapporteren. Laatste auteurs lijken een effect te vinden van de strenge winter 1995-96, maar de sterfte is erg afhankelijk van de plek die bestudeerd wordt.

In de kader van dit onderzoek uitgevoerde experimenten was het opvallend dat stervende dieren zich uit het sediment omhoog werken. Ook Drew (1907) vond dat in zijn aquarium proeven dieren omhoog uit het sediment kruipen voor ze dood gaan. Verder schrijft Drew dat de dieren het in aquaria niet goed doen, zelfs als er doorstromend water is. *Ensis directus* is gevoelig voor licht en de dieren reageren snel en heftig op tactiele stimuli en andersoortige verstoring (Drew, 1907).

### Ecologische effecten.

Overall waar *E. directus* zich vestigt groeit de populatie in 3 tot 4 jaar zo sterk uit dat ze de meest dominante schelp wordt. Toch zijn er geen duidelijke aanwijzingen dat deze nieuwe soort de autochtone soorten verdringt. Eerder lijkt het er op dat ze in de noordwest Europese wateren een open niche heeft opgevuld. Volgens Swennen et al (1985) zou dit te maken kunnen hebben met zijn leefwijze en goede graafvermogen waardoor hij juist in staat is om in de mobiele zanden vlak voor de kust te leven. Echter waarom (autochtone) con-specifieke soorten zoals *E. arcuatis* of *Ensis Ensis* dan niet algemener voorkomen is onduidelijk. Misschien heeft dat te maken met tolerantie grenzen voor andere factoren zoals temperatuur, saliniteit, diepte of een specifieke sediment samenstelling.

Diverse auteurs (Severijns, 2002) en Armonies en Reise (1999) concluderen dat er waarschijnlijk geen sprake is van concurrentie met inheemse soorten schelpdieren. Zij doen dit op grond van o.a. het feit dat er juist vele positieve correlaties zijn tussen bijvoorbeeld het voorkomen van *Ensis directus* en de broedval van inlandse macrobenthos soorten o.a. polychaeten. Dit laatste kan echter te maken hebben met het effect dat in dichte *Ensis* bedden de sedimentsamenstelling in de richting van slibrijker sediment beweegt. Sediment waar *E. directus* in hoge dichtheden voorkomt raakt verrijkt aan faecal materiaal waardoor een toename van partikels kleiner dan 125µm van 5 tot 15 % plaats vond (Armonies en Reise). Mogelijk wordt slibrijk water via de 4e apertuur direct in diepere zandlagen ingebracht waardoor zo een verslibbing al snel een meer permanent karakter krijgt.

Hoewel interspecifieke effecten niet aanwezig lijken te zijn is de zeer snelle massale populatie ontwikkeling van *Ensis* samengevallen met het verdwijnen van grote *Spisula subtruncata* bestanden. Of hier een causaal verband bestaat is onbekend. Hier en daar wordt hier wel over gespeculeerd, maar wanneer men de verspreidingspatronen van *Spisula* en *Ensis directus* over elkaar heen zou leggen dan ziet men dat met name *Spisula* verder uit de kust voorkomt en dat juist *Ensis* dicht onder de kust algemeen is. Op grond hiervan lijkt concurrentie om ruimte niet aannemelijk.

Wel heeft de massale toename van *Ensis directus* er waarschijnlijk toe bijgedragen dat ze voor hogere trofische niveaus een belangrijke rol is gaan spelen. Al in 1989 was duidelijk dat Eidereenden maar ook zwarte zee-eenden *E. directus* eten (Swennen & Duiven, 1989; Leopold & Wolf, 2003; Wolf & Meininger 2004; Cadée, Skov et al, 2008, Ens et al., 2006; Leopold et al., 2007). Voor eidereenden (op twee onderzochte locaties in de provincie Zeeland blijkt *Ensis directus* tegenwoordig met bijna 80% de hoofdmoot van het voedsel uit te maken (Leopold, 2008). Om de voedselbehoefte van alle Eidereenden en zwarte zee-eenden in de Voordelta te dekken zouden er volgens Leopold ongeveer 100 miljoen *Ensis* (kleiner dan 10 cm) gegeten moeten worden.

Tal van andere diersoorten eten *Ensis* zo zijn er waarnemingen van o.a. zilvermeeuwen, krabben, garnalen en ook vissen die op *Ensis* fourageren.

Dichte bedden van filter feeders spelen in kust ecosystemen een belangrijke rol doordat ze materiaal wat ze weg filteren als faeces en pseudofaeces afzetten. Daarmee beïnvloeden ze in sterke mate stof en nutriënt stromen (Norkko, et al, 2001, Vaughn & Hakenkamp, 2001). Zo ook waarschijnlijk *Ensis directus*. Uitgaande van een minimale clearance rate van 0.3 L/uur en een totaal bestand van 65 miljard individuen langs de Nederlandse kust wordt er per etmaal 468 miljard liter water verpompt en van deeltjes ontdaan. Bij een slibconcentratie van 10mg/L komt dit neer op ongeveer 1.7 miljoen ton per jaar. Dit is 1/5 deel van de hoeveelheid slib die langs de kust wordt getransporteerd (de Kok, persoonlijke mededeling). De exacte rol van de *Ensis* populatie in het veranderen van slibeigenschappen of de eventuele rol van *Ensis* in het (gedeeltelijk) begraven van deze astronomische hoeveelheden is vooralsnog onbekend. Wel is het

voorstelbaar dat door de verticale beweging van gravende *Ensis* en daarnaast het bezit van de 4<sup>e</sup> apertuur er slibrijk water in diepere sedimentlagen geïnjecteerd wordt en er op die manier actief wordt bijgedragen aan het inmengen van slib in de bodem. Behalve deze effecten kan de fysieke aanwezigheid van *Ensis* bedden ook een groot effect hebben op de erosie gevoeligheid van bodem sedimenten. Ze kunnen zowel stabiliserend als destabiliserende werken. Graaf activiteit kan voor een losse sediment structuur zorgen en daarmee de gevoeligheid van de bodem voor waterbeweging doen toenemen. anderszins is het ook mogelijk, zeker wanneer dichtheden hoog zijn en delen van de schelpranden boven het zand uitsteken, de erosiegevoeligheid van de bodem afneemt. Dit laatste wordt in ieder geval gesuggereerd door de waarnemingen van verslibbing van de bodem in dichte *Ensis* velden (Armonies & Reise, 1999). Deze aspecten zijn nooit in detail onderzocht.

Er kan een berekening worden gemaakt om een idee te krijgen van de orde van grootte van de algen consumptie door de *Ensis directus* populatie in de Nederlandse kustzone. Veel van de essentiële benodigde gegevens zijn echter niet bekend. Voor deze berekening is daarom gebruik gemaakt van database gegevens zoals verzameld en gepubliceerd door Brey et al (<http://www.thomas-brey.de/science/virtualhandbook/navlog/index.html>). Uitgangspunt voor de berekening is een theoretische populatie van 100 volgroeide dieren per vierkante meter (1-12 cm lengte) levend in een gemiddelde waterdiepte van 10 meter bij een temperatuur van 10 °C. Deze aanname van 100 dieren per vierkante meter ligt iets onder de maximale dichtheid (131/m<sup>2</sup>) die Goudswaard et al (2009) voor volwassen dieren schatten. Ook dichtheidsschattingen gemaakt door het NIOZ suggereren dichtheden die tot 100/m<sup>2</sup>. (Figuur14) hoog kunnen zijn. De dichtheden van juveniele dieren liggen vaak nog een orde van grootte hoger (tot 2000/m<sup>2</sup>). Dichtheden van *Ensis* in de kust stations (COA) van het biomon programma suggereren een gemiddelde dichtheid van 64 dieren/m<sup>2</sup>. Met de aanname dat de dichtheid van 100 volwassen dieren per vierkante meter aan de bovenzijde van het spectrum ligt, kunnen we dus een maximaal te verwachten effect berekenen.

Gebruik makend van de conversie factoren van gewicht naar energie inhoud kan de respiratie in Joule/Joule×dag berekend worden. Wanneer we uitgaan van een 100 % efficiënte omzetting dan heeft de aangenomen populatie (100/m<sup>2</sup>) een koolstof behoefte van 124 gram C/m<sup>2</sup>.jaar. (zie bijlage I) Primaire productie in de kust zone wordt op ongeveer 400 gram/m<sup>2</sup>.jaar geschat (Joris et al, 1982). Dit zou betekenen dat bij deze aannames minimaal 25 procent van het primair geproduceerde materiaal door de theoretische *Ensis directus* populatie benut wordt. Omdat de energie conversie tussen opgenomen voedsel en geassimileerd voedsel lager dan 1 is, zal het aandeel in werkelijkheid groter zijn. Daarnaast wordt in de kustzone een aanzienlijk deel van de primaire productie voor rekening van kolonievormende phaeocystis gevormd. Het is onbekend in hoeverre *Ensis directus* deze voedselbron kan benutten.

Verder is primaire productie niet gelijkmatig verdeeld over het jaar en is het daardoor goed mogelijk dat in perioden van lage productie en relatief hoge water temperaturen de koolstof behoefte van een dergelijke *Ensis* populatie aanmerkelijk groter is dan wat er in de waterkolom geproduceerd wordt.

Een ander effect van de enorme dichtheden van *Ensis directus* langs de Nederlandse kust is dat zij met hun filter activiteit potentieel larven van andere twee-kleppigen wegvangen (larvivagie) . Omdat larvale zwemsnelheden soort- en grootte afhankelijk zijn kan hier een sterk selecterende werking van uitgaan (Zie Troost et al , 2009). De rol van *Ensis directus* banken vanuit dit gezichtsveld is onbekend.

## 8. Geciteerde literatuur

ANSELL, A.D. & E.R. Trueman, 1967. Burrowing in *Mercenaria mercenaria* (L.) (BIVALVIA, VENERIDAE). J. exp. Biol 46; 105-115.

Armonies, W. & Reise, K. 1999. On the population development of the introduced razor clam *Ensis americanus* near the island of Sylt (North Sea). Helgoländer Meeresuntersuchungen. 52; 291-300.

Armonies, W., 2001. What an introduced species can tell us about the spatial extension of benthic populations. Mar. Ecol. Prog. Ser. 209: 289-294.

Armonies, W., Herre, E. and M. Sturm, 2001. Effects of the severe winter 1995/96 on the benthic macrofauna of the Wadden Sea and the coastal North Sea near the island of Sylt. Helgol Mar. Res. 55: 170-175.

Bacon, G. S., B. A. MacDonald and J. E. Ward (1998). "Physiological responses of infaunal (*Mya arenaria*) and epifaunal (*Placopecten magellanicus*) bivalves to variations in the concentration and quality of suspended particles: I. Feeding activity and selection." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 219(1-2): 105-125.

Barón, P.J. Real, L.E., M.F. Ciocco en M. E. Ré, 2004. Morphometry, growth and reproduction of an atlantic population of the razor clam *Ensis macha* (Molina, 1782). Scientia Marina 68 (2): 211-217.

Barillé L, Cognie B, Beninger P, Decottignies P, Rincé Y. 2006 Feeding responses of the gastropod *Crepidula fornicata* to changes in seston concentration Mar Ecol Prog Ser 322: 169–178,

- Bougrier S, Geairon P, Deslous-Paoli JM, Bacher C, Jonquieres G, 1995. Allometric relationships and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture* 134: 143-154.
- Cadee, G.C., 1989. Size-selective transport of shells by birds and its palaeoecological implications. *Palaeontology* 32 part 2 429-437.
- Cardoso, Joana F.M.F., Witte, Johannes I.J., van der Veer, H.W., 2009. Reproductive investment of the American razor clam *Ensis americanus* in the Dutch Wadden Sea, *Journal of Sea Research* (2009), doi: 10.1016/j.seares.2009.08.001
- Chien, Y.-H. and W.-H. Hsu (2009). "Effects of diets, their concentrations and clam size on filtration rate of hard clams (*Meretrix lusoria*)."*Journal of Shellfish Research* 25(1): 15-22.
- Cosel, R. Von, Dörjes, J & U Mühlenhardt-Siegel, 1982.. Die amerikanische Schwertmuschel *Ensis directus* (Conrad) in der Deutschen Bucht. zoogeographie und Taxonomie im Vergleich mit den einheimische Schwertmuschel- Arten. – *Senckenbergiana Maritima* 14:147-173
- Cosel, R. von, 2009. the razor shells of the eastern Atlantic, part 2. Pharidae II: the genus *Ensis* Schumacher, 1817 (Bivalvia, Solenidae). *Basteria* 73: 9-56.
- Cranford, P. J. and D. C. Gordon Jr (1992). "The influence of dilute clay suspensions on sea scallop (*Placopecten magellanicus*) feeding activity and tissue growth." *Netherlands Journal of Sea Research* 30: 107-120.
- Darriba, S. F.S. Juan, & A. Guerra, 2004. Reproductive cycle of the razor clam *Ensis arcuatus* (Jeffreys, 1865) in northwest Spain and its relation to environmental conditions *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 311; 101–115
- Darriba, S. F.S. Juan, & A. Guerra, 2005. Energy storage and utilization in relation to the reproductive cycle in the razor clam *Ensis arcuatus* (Jeffreys, 1865), *ICES Journal of Marine Science*, 62: 886-896
- Darriba, S. F.S. Juan, & A. Guerra, 2005. Gametogenic cycle of *Ensis siliqua* (Linnaeus, 1758) in the ria de Corcubio in, northwestern Spain. *J. Moll. Stud.* 71: 47–51
- Dauvin, J.-C., T. Ruellet, E. Thiebaut, F. Gentil, N. Desroy, A.L. Janson, S. Duhamel, J. Jourde & S. Simon, 2006. The presence of *Melinna palmata* (Annelida: Polychaeta) and *Ensis directus* (Mollusca: Bivalvia) related to sedimentary changes in the Bay of Seine (English Channel, France).*Cah. Biol. Mar.* 48:391-401.
- de Bruyne, R., 2004. veldgids Schelpen. Knnv uitgeverij 204 pp.
- De Bruyne, R. & T. de Boer, 2008. Schelpen van de Waddeneilanden. Fontaine uitgevers, 359 pp.
- Degraer S. P. Meire M. Vincx, 2007. Spatial distribution, population dynamics and productivity of *Spisula subtruncata*: implications for *Spisula* fisheries in seaduck wintering areas. *Mar Biol* 152:863–875
- Del Piero, D. & R. Dacaprile, 1998. The alternating recruitment pattern in *Ensis minor*, an exploited bivalve in the Gulf of Trieste, Italy. *Hydrobiologia* 375/376: 67–72, 1998. *in* S. Baden, L. Pihl, R. Rosenberg, J.-O. Strömberg, I. Svane & P. Tiselius (eds), *Recruitment, Colonization and Physical–Chemical Forcing in Marine Biological Systems* Kluwer Academic Publishers. Printed in Belgium.
- de Villiers, C. J. and A. N. Hodgson (1993). "The filtration and feeding physiology of the infaunal estuarine bivalve *Solen cylindraceus* Hanley 1843." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 167(1): 127-142.
- Drew, G. A. 1907. The habits and movements of the Razor shell clam, *Ensis directus* Con. *Biological bulletin*, XII(3) 127-140.
- Ellis, J., Cummings, V., Hewitt, J., Thrush, S. and Norkko, A. (2002). "Determining effects of suspended sediment on condition of a suspension feeding bivalve (*Atrina zelandica*): results of a survey, a laboratory experiment and a field transplant experiment." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 267(2): 147-174.

- Essink, K., P. Tydeman, F. de Koning & H.L. Kleef (1989). On the adaptation of the mussel *Mytilus edulis* L. to different suspended matter concentrations. In: R.Z. Klekowski, E. Styczynska-Jurewicz & L. Falkowski (Eds.), Proc. 21st E.M.B.S., Gdansk. Polish Acad. Sciences, Poland: 41-51.
- Essink, K. R. Bijkerk, H.L. Kleef & P. Tydeman (1990). De invloed van het zwevend stof regime op de groei en conditie van de mossel (*Mytilus edulis* L.) RWS, DGW. Nota GWAO-90.120022.
- Fahy, E. & J. Gaffney, 2001. Growth statistics of an exploited razor clam (*Ensis siliqua*) bed at Gormanstown, Co Meath, Ireland. *Hydrobiologia* 465: 139-151.
- Foster-Smith, R. L. (1975). "The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* (L.) and *Venerupis pullastra* (Montagu)." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 17(1): 1-22.
- Freudentahl, A.S. L. M.M. Nielsen, 2005. Dyrkning af Amerikansk Knivmusling. Screening af poternialet for kommerciel kultivering. Aarhus universitet.
- Freudentahl, A.S.L., M.M. Nielsen, T. Jensen, K.T. Jensen, 2009. The introduced clam *Ensis americanus* in the Wadden Sea: Field experiment on impact of bird predation and tidal level on survival and growth. *Helgol Mar Res* DOI 10.1007/s10152-009-0168-5
- Goudswaard, P.C. J.J. Kesteloo, K.J. Perdon & J. M. Jansen, 2008. Mesheften (*Ensis directus*), halfgeknotte strandschelpen (*Spisula subtruncata*), kokkels (*Cerastoderma edule*) en otterschelpen (*Lutraria lutraria*) in de Nederlandse kustwateren in 2008. Imares rapport C069/08, 27pp.
- Goudswaard, P.C. K.J. Perdon, J.J. Kesteloo, J. Jol, C. van Zweeden & J. M. Jansen, 2008. Mesheften (*Ensis directus*), strandschelpen (*Spisula subtruncata*), kokkels (*Cerastoderma edule*) en otterschelpen (*Lutraria lutraria*) in de Nederlandse kustwateren in 2009. Imares rapport C086/09, 37pp.
- Grant, J. & B. Thorpe (1991). Effects of suspended sediment on growth, respiration, and excretion of the soft-shell clam (*Mya arenaria*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 1285-1292.
- Gremare, A., J. M. Amouroux, et al. (1998). "Experimental study of the effect of kaolinite on the ingestion and the absorption of monospecific suspensions of *Pavlova lutheri* by the filter-feeding bivalve *Venus verrucosa*." *Vie Milieu* 48(4): 295-307.
- Haure, J., Penisson, C., Bougrier, S. and Baud, J. P. (1998). "Influence of temperature on clearance and oxygen consumption rates of the flat oyster *Ostrea edulis*: determination of allometric coefficients." *Aquaculture* 169(3-4): 211-224.
- Hauton, C., T.R.W. Howell, R.J.A. Atkinson and P.G. Moore, 2007. Measures of hydraulic dredge efficiency and razor clam production, two aspects governing sustainability within the Scottish commercial fishery. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 87: 869-877.
- Hawkins, A. J. S., Bayne, B. L., Bougrier, S., Héral, M., Iglesias, J. I. P., Navarro, E., Smith, R. F. M. and Urrutia, M. B. (1998). "Some general relationships in comparing the feeding physiology of suspension-feeding bivalve molluscs." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 219(1-2): 87-103.
- Holley, M. E. and Foltz, D. W. (1987). "Effect of multiple-locus heterozygosity and salinity on clearance rate in a brackish-water clam, *Rangia cuneata* (Sowerby)." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 111(2): 121-131.
- Holme, N.A., 1951. The identification of british species of the Genus *Ensis* Schumacher (Lamellibranchiata). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 29: 3; 639-647
- Iglesias, J. I. P., Urrutia, M. B., Navarro, E. and Ibarrola, I. (1998). "Measuring feeding and absorption in suspension-feeding bivalves: an appraisal of the biodeposition method." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 219(1-2): 71-86.
- Joris, C., Billen, G., Lancelot, C., Daro, M. H., Mommaerts, J. P., Bertels, A., Bossicart, M., Nijs, J., Hecq, J. H. (1982) A budget of carbon cycling in the Belgian coastal zone: relative roles of zooplankton, bacterioplankton and benthos in the utilization of primary production. *Neth. J. Sea Res.* 16: 260-215
- Kenchington, E., R. Duggan and T. Riddell, 1998. Early Life History Characteristics of the Razor Clam (*Ensis directus*) and the Moonsnails (*Euspira* spp.) with Applications to Fisheries and Aquaculture. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences No. 2223 32 pp.

- Kerckhof, F & E. Dumoulin, 1987. Eerste vondsten van de Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus* (Conrad 1843) langs de Belgische kust. De Strandvlo 7(2):51-52.
- Kerckhof, F & E. Dumoulin, 1988a. Opmerkingen naar aanleiding van de introductie van *Ensis directus* (Conrad, 1843) in de Belgische fauna. De strandvlo 8(2): 117-136.
- Kerckhof, F. & E. Dumoulin, 1988b. Het voorkomen van *Ensis directus* (Conrad, 1843) langs de Belgische en Noord-Franse kust. De Strandvlo 8(2): 102-103
- Kesarcodi-Watson, A., D. W. Klumpp, J. S. Lucas (2001). "Comparative feeding and physiological energetics in diploid and triploid Sydney rock oysters (*Saccostrea commercialis*): II. Influences of food concentration and tissue energy distribution." *Aquaculture* 203(1-2): 195-216.
- Kooijman, S. A. L. M. (2006). "Pseudo-faeces production in bivalves." *Journal of Sea Research* 56(2): 103-106.
- Lambert, J., 1994. Bivalve molluscs (Stimpson's surf clam, softshell clam, razor clam) with developing fisheries on the Québec coast. Pages 82-90 in L. Savard (ed.). Status report in invertebrates 1993 : crustaceans and molluscs on the Québec coast and northern shrimp in the Estuary and Gulf of St. Lawrence. DFO (Can. Manusc. Rep. Fish. Aquat. Sci., 2257).
- Leopold, M.F., M.R. van Stralen en J. de Vlas, 2008. Zee-eenden en schelpdiervisserij in de voordelta. Wageningen Imares rapport C008/08 50 pp.
- Leopold, M.F., P. C. Spannenburg, H J.P. Verdaat & R K.H. Kats, 2007. Identification and size estimation of *Spisula subtruncata* and *Ensis americanus* from shell fragments in stomachs and faeces of Common Eiders *Somateria mollissima* and Common Scoters *Melanitta nigra*. In Kats, R.K.H. (2007). Common Eiders *Somateria mollissima* in the Netherlands: The rise and fall of breeding and wintering populations in relation to the stocks of shellfish. PhD-thesis, Universiteit of Groningen.
- Leopold, M. F. and Wolf, P. A. 2003. Zee-eenden eten ook Ensis. Nieuwsbrief Nederlandse Zeevogelwerkgroep 4: 5.
- Loo, L. O. and Rosenberg, R. (1989). "Bivalve suspension-feeding dynamics and benthic-pelagic coupling in an eutrophicated marine bay." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 130(3): 253-276.
- Matthews, S., Lucas, M. I., Stenton-Dozey, J. M. E. and Brown, A. C. (1989). "Clearance and yield of bacterioplankton and particulates for two suspension-feeding infaunal bivalves, *Donax serra* Röding and *Mactra lilacea* Lam." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 125(3): 219-234.
- Mühlenhardt-Siegel, U.; Dörjes, J.; Von Cosel, R. (1983). The American jackknife clam *Ensis directus* (Conrad) in the German Bight: 2. Population dynamics [Die amerikanische Schwertmuschel *Ensis directus* (Conrad) in der Deutschen Bucht: 2. Populationsdynamik]. *Senckenb. Marit.* 15(4-6): 93-110
- Mohlenberg F & T Kiorboe (1981). Growth and energetic sin *Spisula subtruncata* (Da Costa) and the effect of suspended bottom material. *Ophelia* 20: 79-90.
- Navarro, E., J. I. P. Iglesias, and M. M. Ortega (1992). "Natural sediment as a food source for the cockle *Cerastoderma edule* (L.): effect of variable particle concentration on feeding, digestion and the scope for growth. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 156(1): 69-87.
- Norkko, A. , J E. Hewitt, S.F. Thrush, and G A. Funnell, 2001. Benthic–pelagic coupling and suspension-feeding bivalves: Linking site-specific sediment flux and biodeposition to benthic community structure. *Limnol. Oceanogr.*, 46(8); 2067–2072
- Severijns, N., 2001. Verspreiding van de Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus* (Conrad, 1843) in Europa, 23 jaar na de introductie: opmerkelijke opmars van een immigrant. De Strandvlo 21(4): 123-146.
- Severijns, N., 2004. New notes on the distribuion of *Ensis directus* (Conrad,1843) in Western Europe. *Gloria Maris* 43(2):19-30
- Steenbergen, J. and V. Escaravage, 2006. Baseline study MEP-MV2 Lot 2: bodemdieren

Eindrapportage Campagnes 2004-2005 Nederlands Instituut voor Ecologie, Centrum voor Estuariene en Mariene Ecologie, Postbus 140, 4400 NT Yerseke, Rapport nr. C053/06

Palmer, D.W., 2004. Growth of the razor clam *Ensis directus*, an alien species in the Wash on the east coast of England. J. Mar. Biol. Ass. U.K. , 84, 1075-1076

Perdon, P.J. & P.C. Goudswaard, 2007. Mesheften (*Ensis directus*), halfgeknotte strandschelpen (*Spisula subtruncata*) en kokkels (*Cerastoderma edule*) in de Nederlandse kustwateren in 2007, Imares rapport C087/07; 27pp.

Petersen, J.K., Bougrier, S., Smaal A., Garen P., Robert S., Larsen J.E.N., Brummelhuis E. 2004. Intercalibration of mussel *Mytilus edulis* clearance rate measurements. Mar Ecol Prog Ser 187-194.

Prins, T.C. & A.C. Smaal (1989). Carbon and nitrogen budgets of the mussel *Mytilus edulis* L. and the cockle *Cerastoderma edule* (L.) in relation to food quality. Topics in marine biology. Ros, J.D. (ed.) Scient. Mar. 53: 477-482.

Pulfirch, A., 1997. Seasonal variation in the occurrence of planktic bivalve larvae in the Schleswig-Holstein Wadden Sea. Helgolander Meeres Unters. 51: 23-39.

Remacha-Trivino, A, N. Anadon, 2006. Reproductive cycle of the razor clam *Solen marginatus* (Pulteney, 1799) in Spain: a comparative study in three different locations. J. Shellfish Res. 25 (3) 869-876

Riisgård, H. U., Kittner, C. and Seerup, D. F. (2003). "Regulation of opening state and filtration rate in filter-feeding bivalves (*Cardium edule*, *Mytilus edulis*, *Mya arenaria*) in response to low algal concentration." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 284(1-2): 105-127.

Roper DS & CW Hickey 1995. Effects of food and silt on filtration, respiration and condition of the freshwater mussel *Hyridella menziesi* (Unionacea: Hyriidae): implications for bioaccumulation Hydrobiologia 312: 1 7-25

Rueda, J. and A. Smaal (2002). "Physiological response of *Spisula subtruncata* (da Costa, 1778) to different seston quantity and quality." Hydrobiologia **475-476**(1): 505-511.

Schiebek, D. & E. Zebe, 1987. Functional and environmental anaerobiosis in the razor-clam *Ensis directus* (Mollusca: Bivalvia). Marine biology 94: 31-37

Sejr, M. K., Petersen, J. K., Jensen, K. T. and Rysgaard, S. (2004). "Effects of food concentration on clearance rate and energy budget of the Arctic bivalve *Hiatella arctica* (L) at subzero temperature." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 311(1): 171-183.

Shumway, S. E. and Cucci, T. L. (1985). "Particle selection, ingestion, and absorption in filter-feeding bivalves." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 91(1-2): 77-92.

Shumway, S. E. and Cucci, T. L. (1987). "The effects of the toxic dinoflagellate *Protogonyaulax tamarensis* on the feeding and behaviour of bivalve molluscs." Aquatic Toxicology 10(1): 9-27.

Skov , H. et al, 2008. Horns Rev II Offshore windfarm. Food basis for Common Scoter. Baseline Studies 2007-2008. DHI-Orbicon report. 45 pp.

Smaal AC (1997). Food supply and demand of bivalve suspension feeders in a tidal system. PhD thesis, University of Groningen.

Smaal AC, Vonck APMA, Bakker M, 1997. Seasonal variation in physiological energetics of *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule* of different size classes. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 77: 817-838.

Sornin JM, Deslous-Paoli JM, Hesse O (1988) Experimental study of the filtration of clays by the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg): adjustment of particle size for best retention. Aquaculture 69:355-366

Sukhotin, A. A., Lajus, D. L. and Lesin, P. A. (2003). "Influence of age and size on pumping activity and stress resistance in the marine bivalve *Mytilus edulis* L." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 284(1-2): 129-144.

- Swennen, C., M. F. Leopold & M. Stock, 1985. Notes on growth and behaviour of the American razor clam *Ensis directus* in the Wadden Sea and the predation on it by birds. *Helgoländer Meeresunters* 39: 255-261.
- Swennen, C. and Duiven, P. 1989. Eidereend *Somateria mollissima* gestikt in Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus*. *Limosa* 62: 153-154.
- Strasser, M., C.P. Gunther, 2001. Larval supply of predator and prey; temporal mismatch between crabs and bivalves after a severe winter in the Wadden Sea. *Journal of Sea Research* 46: 57-67
- Tracey G.A. 1988 Feeding reduction, reproductive failure, and mortality in *Mytilus edulis* during the 1985 'brown tide' in Narragansett Bay, Rhode Island *Mar Ecol Prog Ser* 50: 73-81
- Troost, K., Gelderman, E., Kamermans, P., Smaal, A.C. & W.J. Wolff, 2009. Effects of an increasing filter feeder stock on larval abundance in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands). *Journal of Sea research* 61: 153-164.
- Urk, van R.M., 1972. Notes on American fossil *Ensis* species. *Basteria* 36 131-142.
- Vaughn, C.C. & C. C. Hakenkamp, 2001. The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Freshwater biology* 46: 1431-1446.
- VLIZ Alien Species Consortium, 2008. Amerikaanse zwaardschede - *Ensis directus*. Niet-inheemse soorten van het Belgisch deel van de Noordzee en aanpalende estuaria. *VLIZ Information Sheets*, 7. Vlaams Instituut voor de Zee (VLIZ): Oostende, Belgium. 6 pp.
- Widdows, J. and Navarro, J. M. (2007). "Influence of current speed on clearance rate, algal cell depletion in the water column and resuspension of biodeposits of cockles (*Cerastoderma edule*)." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 343(1): 44-51.
- Wolf, P. A. and Meininger, P. L. 2004. Zeeën van zee-eenden bij de Brouwersdam. Nieuwsbrief Nederlandse Zeevogelwerkgroep 5: 1-2.
- Werner, I & J.T. Hollibaugh (1993). *Potamocorcula amurensis*: Comparison of clearance rates and assimilation efficiencies for phytoplankton and bacterioplankton. *Limnol Oceanogr* 38: 949-964.
- Wijsman, J.W.M. Kesteloo, J.J. and Craeymeersch J.A., 2006. Ecologie, visserij en monitoring van mesheften in de Voordelta, Nederlands Instituut voor Visserij Onderzoek (RIVO), report no. C009/06 37 pp
- Yonge, C.M. 1949. The Sea shore. Collins, Fontana new naturalist 350pp
- Zhuang, S. H. and Wang, Z. Q. (2004). "Influence of size, habitat and food concentration on the feeding ecology of the bivalve, *Meretrix meretrix* Linnaeus." *Aquaculture* 241(1-4): 689-699.

## 9. Bijlage I,

Schatting van energie verbruik Ensis populatie langs de Nederlandse kust. De berekening is gebaseerd op conversie factoren zoals gegeven in het virtual handbook on population dynamics, op internet gepubliceerd door T. Brey.

### Population Dynamics in Benthic Invertebrates - A Virtual Handbook

compiled by: **Thomas Brey**

Alfred Wegener Institute, P.O. Box 120161, D-27515 Bremerhaven, Germany,

email: **Thomas.Brey@awi.de**

See also: The Virtual Handbook <http://thomas-brey.de/science/virtualhandbook>

### A Multi-Parameter Model to Estimate Mass Specific Respiration Rate (MSR) in Aquatic Invertebrates.

conversie factoren Ensis.

<b>WM / (WM+Shell)</b>	(organisms w. shell)	1	<b>0.700</b>	0.000	<b>0.700</b>
<b>DM / (DM+Shell)</b>	(organisms w. shell)	0	0.000	0.000	0.000
<b>AFDM / (DM+Shell)</b>	(organisms w. shell)	0	0.000	0.000	0.000
<b>DM / WM</b>	(DM w/o shell)	1	<b>0.170</b>	0.000	<b>0.170</b>
<b>AFDM / DM</b>	(DM w/o shell)	0	0.000	0.000	0.000
<b>AFDM / WM</b>		0	0.000	0.000	0.000
<b>Protein / DM</b>	(DM w/o shell)	0	0.000	0.000	0.000
<b>CarbHydr / DM</b>	(DM w/o shell)	0	0.000	0.000	0.000
<b>Lipid / DM</b>	(DM w/o shell)	0	0.000	0.000	0.000
<b>C / DM</b>	(DM w/o shell)	0	0.000	0.000	0.000
<b>N / DM</b>	(DM w/o shell)	0	0.000	0.000	0.000
<b>P / DM</b>	(DM w/o shell)	0	0.000	0.000	0.000
<b>C / AFDM</b>	(DM w/o shell)	0	0.000	0.000	0.000
<b>N / AFDM</b>	(DM w/o shell)	0	0.000	0.000	0.000
<b>P / AFDM</b>	(DM w/o shell)	0	0.000	0.000	0.000
<b>J / mgWM</b>		1	<b>2.856</b>	0.000	<b>2.856</b>
<b>J / mg(WM+Shell)</b>	(organisms w. shell)	1	<b>1.999</b>	0.000	<b>1.999</b>
<b>J / mgDM</b>	(DM w/o shell)	1	<b>16.800</b>	0.000	<b>16.800</b>
<b>J / mg(DM+Shell)</b>	(organisms w. shell)	0	0.000	0.000	0.000
<b>J / mgAFDM</b>		0	0.000	0.000	0.000
<b>J / mgC</b>		0	0.000	0.000	0.000
<b>C / N (mass based)</b>		0	0.000	0.000	0.000
<b>C / P (mass based)</b>		0	0.000	0.000	0.000
<b>N / P (mass based)</b>		0	0.000	0.000	0.000

<b>WM: Wet Mass</b>	<b>Actual No of Data Sets:</b>	<b>4086</b>
<b>DM: Dry Mass</b>	<b>Actual No of Species:</b>	<b>2551</b>
<b>AFDM: Ash Free Dry Mass</b>	<b>Actual No of References:</b>	<b>569</b>
<b>C, N, P: Carbon, Nitrogen, Phosphorus</b>		
<b>J: Joule</b>		

**Data Output - Composite ANN Model  
(Mean of 5 different ANN predictions)**

Respiration Rate (J/J/d)		
Mean MSR	95% Confidence Limits	
J/J/d	(lower)	(upper)
<b>0.0031</b>	<b>0.0023</b>	<b>0.0041</b>

**Berekening ogv bovenstaande aannames**

Dier 11-13 cm lengte		25	gram ww + schelp
Wet weight	$0.7 \cdot 25$	17.5	gram ww tissue
Dry weight	$0.17 \cdot 17.5$	2.975	gram DM tissue
Joules per dier	$2.975 \cdot 10^3 \cdot 16.8$	50400	joule/dier van 11 cm
Estimated respiration rate		0.0031	joule/joule.day
Avg energie inhoud Ensis		50000	joule
Respiratie per dier	$0.0031 \cdot 50000$	155	joule/dier.dag
1 mg C		45700	joule
1 joule		0.022	mg C/joule
	$155 \cdot 0.022$	3.41	mg C/dag
per jaar	$3.41 \cdot 365$	1244.65	mg C/year
per vierkante meter	100		
		124	gram C/M2.year.
		400	gram C/M2.Year