

Ecologisch profiel van de Japanse oester

B.J. Kater

Rapport nr. C032/03
Juli 2003

Nederlands Instituut voor Visserij Onderzoek (RIVO) BV

Postbus 68
1970 AB IJmuiden
Tel.: 0255 564646
Fax.: 0255 564644
Internet:postkamer@rivo.dlo.nl

Postbus 77
4400 AB Yerseke
Tel.: 0113 672300
Fax.: 0113 573477

Rapport

Nummer: C032/03

Ecologisch profiel van de Japanse oester.

B.J. Kater

Opdrachtgever: Alterra
Postbus 167
1790 AD Texel

Projectnummer: 3011219003

Akkoord: Dr. A.C. Smaal
Afdelingshoofd CSO

Handtekening: _____

Datum: juli 2003

Aantal exemplaren:	80
Aantal pagina's:	32
Aantal tabellen:	3
Aantal figuren:	1
Aantal kaarten:	3
Aantal bijlagen:	0

In verband met de
verzelfstandiging van de
Stichting DLO, waartoe tevens
RIVO behoort, maken wij sinds 1
juni 1999 geen deel meer uit van
het Ministerie van Landbouw,
Natuurbeheer en Visserij. Wij zijn
geregistreerd in het
Handelsregister Amsterdam
nr. 34135929
BTW nr. NL 808932184B09.

De Directie van het RIVO is niet aansprakelijk voor gevolgschade, alsmede voor schade welke voortvloeit uit toepassingen van de resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van het RIVO; opdrachtgever vrijwaart het RIVO van aanspraken van derden in verband met deze toepassing.

Dit rapport is vervaardigd op verzoek van de opdrachtgever hierboven aangegeven en is zijn eigendom. Niets van dit rapport mag weergegeven en/of gepubliceerd worden, gefotokopieerd of op enige andere manier zonder schriftelijke toestemming van de opdrachtgever.

Inhoudsopgave:

1.	Inleiding	3
2.	Ontwikkeling in de Oosterschelde	4
3.	Systematiek.....	8
4.	Morfologie en groei.....	9
5.	Habitat	10
6.	Voedselvoorziening	11
7.	Reproductie	16
8.	Abiotiek-toleranties	18
9.	Interacties	20
10.	Verspreiding en kweek	23
11.	Modellen	25
12.	Literatuur	26

1. Inleiding

In het kader van de evaluatie van de Structuurnota Zee en Kustvisserij is het project EVAII gestart. Een van de onderdelen binnen dit project is het voedselreserveringsbeleid in de Oosterschelde (deelproject D2). Binnen het deelproject zijn vragen gesteld omtrent de ontwikkeling van vogel- en kokkelpopulaties. Een van de onderdelen van het onderzoek moet antwoord geven op de vraag in hoeverre de Japanse oester *Crassostrea gigas* de ontwikkeling van de kokkelbestanden heeft beïnvloed. Als onderliggend document voor de beantwoording van deze vraag is een ecologisch profiel van de Japanse oester opgesteld. In dit profiel wordt de bekende literatuur omtrent de ecologie van de Japanse oester gebundeld. Informatie over oesters die minder relevant is voor het beantwoorden van de vragen binnen het deelproject D2, zoals informatie over kweekmethoden voor Japanse oesters, de biochemie van de Japanse oester, de genetica en het gebruik van de Japanse oesterlarve als bioassay, zijn niet meegenomen



Foto 1: Japanse oesters in de Zandkreek in de Oosterschelde.

2. Ontwikkeling in de Oosterschelde

Van oudsher werd de Platte oester *Ostrea edulis* gekweekt in de Oosterschelde. In 1962 werd het bestand op 120 miljoen oesters geschat, met een markt productie van ongeveer 30 miljoen oesters per jaar. Door de strenge winter van 1962-1963 werd het bestand teruggebracht naar 4 miljoen (Drinkwaard, 1999).

Na de watersnoodramp van 1953 werd het Delta Project gestart, waarmee het land beschermd moest worden tegen overstromingen. In het oorspronkelijke plan zouden alle estuaria (behalve de Westerschelde die open moest blijven voor scheepvaart naar Antwerpen) worden gesloten met een dam. Het afdammen van de Oosterschelde was gepland voor 1978 (Nienhuis & Smaal, 1994).

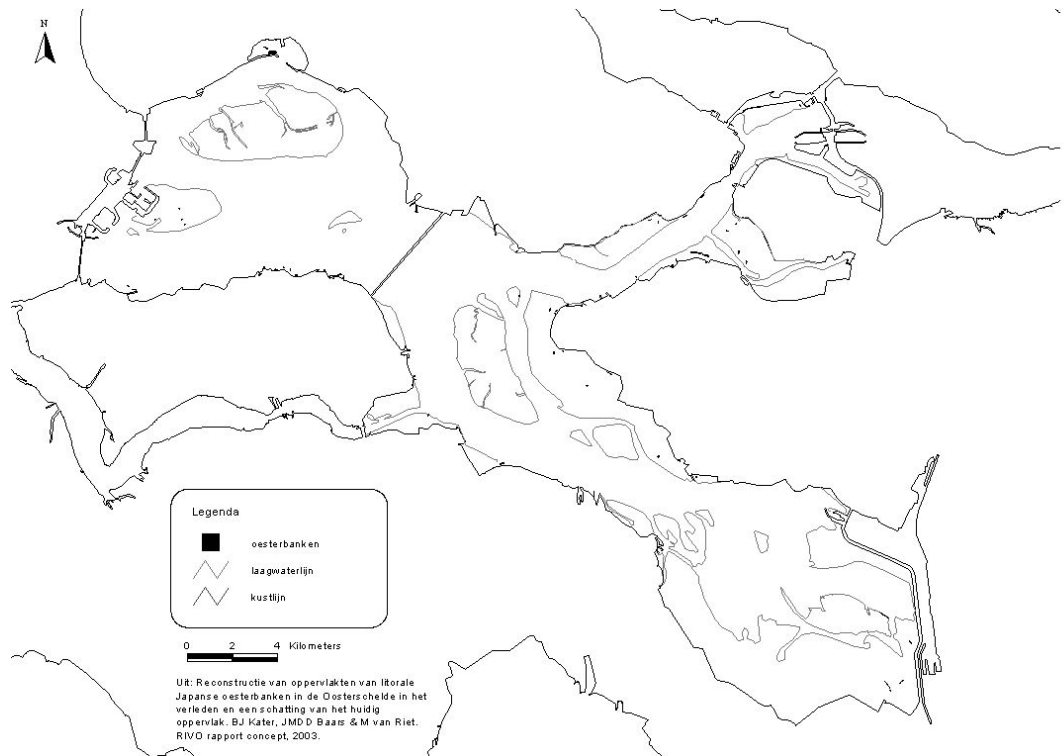
Na de grote sterfte van oesters in de winter van 1962-1963 werden er vanuit Frankrijk platte oesters geïmporteerd (www.zeeuwseoesters.nl). Op zoek naar alternatieven voor de platte oester introduceerden de oesterkwekers in 1964 de Japanse oester vanuit Brits Colombia in de Oosterschelde. De oesterteelt van Japanse oesters zou een tijdelijk karakter hebben omdat de Oosterschelde na afdamming een zoetwatersysteem zou worden. Daarnaast werd verondersteld dat de Japanse oester zich, vanwege de lage temperaturen, niet in de Nederlandse wateren zou kunnen voortplanten (Drinkwaard, 1999).

In jaren '70 werd de ziekte *Bonamia ostrea* met de import van platte oesters uit Frankrijk in de Oosterschelde geïntroduceerd. Door deze ziekte ging het platte oester bestand nog verder achteruit (www.zeeuwseoester.nl).

Eind jaren zestig, begin jaren zeventig werden mensen bewust van het unieke karakter van het Oosterschelde systeem. Halverwege de jaren zeventig werd onder druk van natuurbeschermingsorganisaties en schelpdierkwekers besloten een stormvloedkering te bouwen in plaats van een dam, waardoor de Oosterschelde een zout getijde-systeem bleef (Nienhuis & Smaal, 1994).

De veronderstelling dat de Japanse oesters zich in onze klimaatzone niet zouden kunnen voortplanten bleek onterecht. In 1976, toen de zomer temperatuur van het zeewater gedurende 50 dagen boven de 20 °C lag, vond de eerste uitbraak van larven plaats (Drinkwaard, 1999). Er was een goede ontwikkeling en afzetting van larven op onder andere dijkvlooiingen. Aan het eind van dit jaar werd de import van Japanse oesters verboden. Op basis van luchtfoto's is het bestand aan oesters op droogvallende platen in 1980 geschat (Kater & Baars, 2003). Uit deze reconstructies volgt dat er in deze tijd een

bestand met een oppervlakte tussen de 15 en 35 hectare moet hebben gelegen. Kaart 1 laat de ligging van de oesterbanken in 1980 zien.



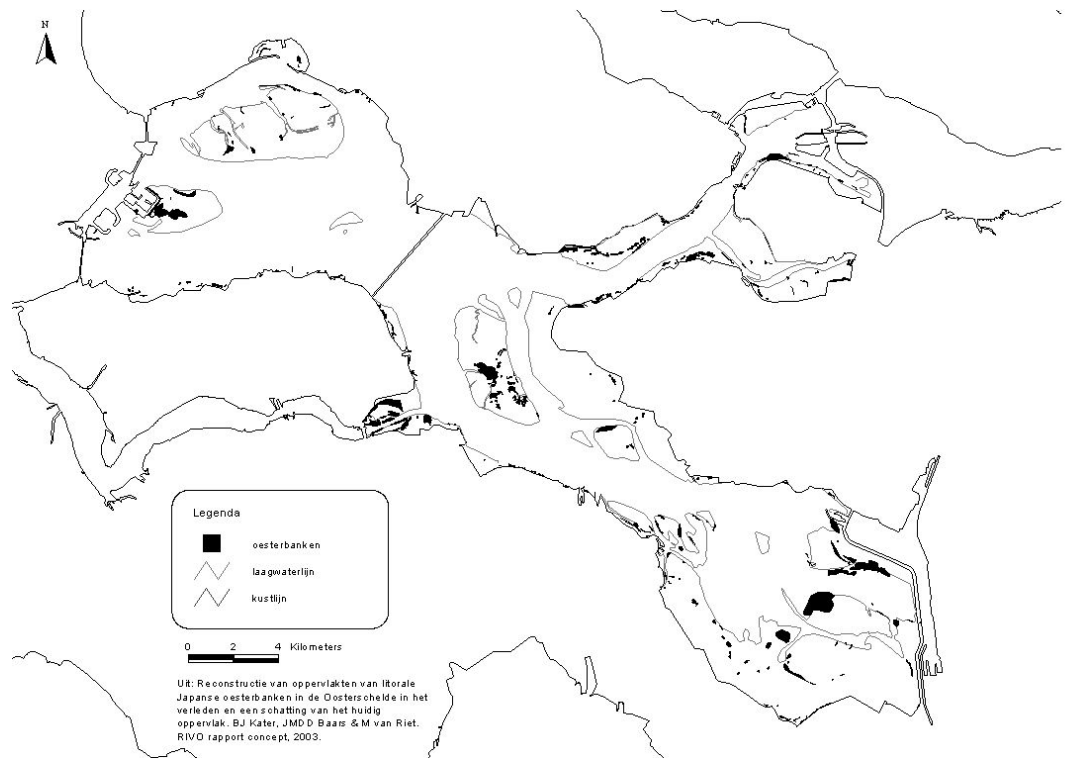
Kaart 1: Reconstructie van litoraal liggende oesters in 1980.

In juli 1982 was er opnieuw een uitbraak van larven, waarmee de soort zich definitief vestigde in de Oosterschelde. Reconstructie van het litorale bestand op basis van luchtfoto's uit 1989, 1990 en 1991 laat een bestand tussen de 210 en 370 hectare zien (Kater & Baars, 2003). Kaart 2 laat de ligging van het gereconstrueerde bestand zien.



Kaart 2: Reconstructie van de litoraal liggende oesters in 1989-1991.

Vanaf 1999 zijn bestandsopnamen van litoraal liggende wilde Japanse oesterbanken in de Oosterschelde gemaakt (Perdon & Smaal, 2000; Kater et al., 2003). Op basis van bestandsopnamen, aangevuld met luchtfoto's is een oesterkaart voor 2002 gemaakt (Kater & Baars, 2003). De oppervlakte die door oesterbanken wordt beslagen is geschat op 640 hectare. Op deze oppervlakte ligt 89 miljoen kg aan oesters (versgewicht). Dit komt overeen met een drooggewicht van 1.71 miljoen kg (Kater et al., 2003). Kaart 3 laat de ligging van de oesterbanken in 2002 zien.



Kaart 3: Oesterkaart 2002.

3. Systematiek

De Japanse oester behoort tot het fyllum Mollusca, klasse der Pelecypoda, en orde der Ostreoida. De wetenschappelijk naam luidt *Crassostrea gigas* (Thunberg 1793).

De Japanse oester en Portugese oester (*Crassostrea angulata*) lijken veel op elkaar. Al in 1948 beschreef Ranson dat op basis van de schelp morfologie beide soorten niet te onderscheiden waren, en dat ze dus als één soort beschouwd moesten worden (in Boudry et al., 1998). Velen trokken daarna dezelfde conclusie op basis van de fertilisatie snelheden tussen de soorten (o.a. Imai & Sakai, 1961) en karyotypen (Menzel, 1974). Boudry et al. lieten echter in 1998 zien dat beide soorten genetisch te onderscheiden waren op basis van het mitochondriaal DNA.

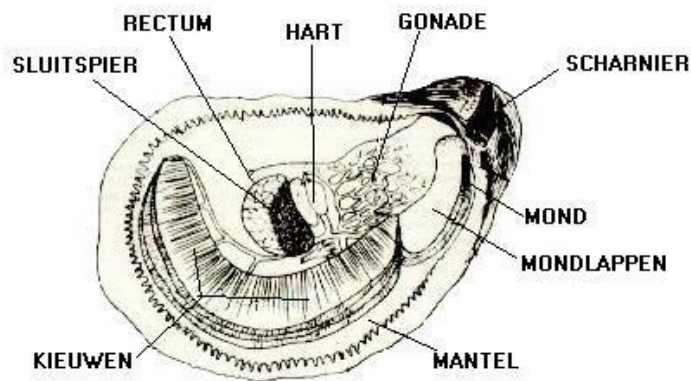


Foto 2: Japanse oesters op Neeltje Jans.

4. Morfologie en groei

Oesters kunnen tot 30 cm groot worden, en daarbij een leeftijd van 20 jaar bereiken. In volwassen exemplaren is de onderste schelp gekromd, en vaak dieper dan de bovenste schelp. Het oppervlak is onregelmatig, met randen en ribbels. De apex is altijd smal en gepunt (Reise, 1998). Figuur 1 laat de morfologie zien.

De groei van de Japanse oester vertoont een jaarcyclus. In onze klimaatzone treedt van april tot oktober groei op, met een maximum in juni (Walne & Mann, 1975; Walne & Spencer, 1975). Van november tot maart groeit de oester niet, en kan vermagering optreden (Walne & Mann, 1975).



Crassostrea gigas met rechterklep en -mantel verwijderd

Figuur 1

5. Habitat

Het natuurlijke habitat van de Japanse oester is een open kust ecosysteem, rotsige kusten of platen (Dupuy et al., 1999). Oesters worden vaak gevonden op een harde bodem, zoals rotsbodem en stenen. Ook andere oesters, mosselbanken en andere schelpdieren kunnen als ondergrond dienen (Reise, 1998). Ze kunnen echter ook voorkomen op slikrijke of zandige bodems waar zij zich vastmaken aan kleine stenen of schelpen.

Bij het Duitse eiland Sylt is 85% van de oesters aan mosselen gehecht, 8% was gehecht aan andere tweekleppigen dan mosselen, 3% was gehecht aan Gastropoda en 4% zat nergens aan gehecht (Reise, 1998). In de Oost Friese Waddenzee komen alle Japanse oesters voor op wilde mosselbanken of ander clusters van tweekleppigen. Ze liggen voornamelijk in het lagere intergetijde gebied (Wehrman et al., 2000).

Oesters worden aangetroffen in het diepere litorale gebied en de beschutte sublitorale gebieden (Reise, 1998). De maximaal aangetroffen diepte varieert tussen plaatsen. Arakawa (1990) meldt een maximale diepte van 4 meter. Bij het scannen van de Oosterschelde met side-scan sonar zijn echter oesters op een diepte van 42 meter aangetroffen (Kater, 2003).



Foto 3: Japanse oesters in de Oosterschelde.

6. Voedselvoorziening

6.1 Voedingswijze en voedselbronnen

De Japanse oester is een suspensie-eter en voedt zich met particulier organisch materiaal uit de waterkolom. Dit betekent dat het voedsel met het water wordt aangevoerd, en de oesters voor hun voedsel afhankelijk zijn van de stroomsnelheid en de hoeveelheid opgelost particulier materiaal, het seston (Wilson-Ormond et al., 1997). Het seston is een mix van bacteriën, fytoplankton, zooplankton, detritus en anorganische partikels. De hoeveelheid seston in de waterkolom, en de kwaliteit ervan, is erg variabel, zowel op tijdschaal, als op ruimteschaal (Wilson-Ormond et al., 1997). De hoeveelheid voedsel die opgenomen wordt door tweekleppigen wordt bepaald door de clearance rate en de efficiëntie van de kieuwen om partikels achter te houden (Riisgård, 1988).

Het fytoplankton in het water is één van de belangrijkste voedselbronnen, samen met flagellaten en ciliaten (Dupuy et al., 1999). Japanse oesters kunnen onderscheid maken tussen levend fytoplankton en dood planten materiaal (Pastoureaud et al., 1996). Modelstudie liet zien dat de Japanse oesters zich niet alleen met fytoplankton voeden, maar ook met ander organische materialen (Hyun et al., 2001).

Wanneer de Japanse oester wordt gevoed met een mix van de algen *Pavlova lutheri*, *Skeletonema costatum* en *Tetraselmis suecica*, wordt *S. costatum* meer gefiltreerd en uitgestoten dan de andere twee soorten. De oesters selecteerden de algen onafhankelijk van hun grootte, volume of koolstofgehalte. Het lijkt erop dat de mate van filtratie van diatomeeën en andere algen door oesters afhangt van algenvorm en -flexibiliteit (Bougrier et al., 1997).

De Japanse oester laat een onderscheid zien in duidelijke perioden van voedselopname, en perioden van voedselvertering (Gerdes, 1983a).

6.2 Clearance rate

Algemeen

De clearance rate is een indicator voor de voedselactiviteit, en geeft aan welk watervolume volledig wordt ontdaan van partikels per tijdseenheid (Dupuy et al., 2000). De clearance rate is afhankelijk van zowel exogene als endogene factoren (Gerdes, 1983a).

Afhankelijkheid van lichaamsgrootte en -gewicht

De clearance rate (l/h/oester) is afhankelijk van de lichaamsgrootte. Met toenemende grootte neemt de clearance rate eveneens toe. De relatie tussen clearance rate en lichaamsgrootte wordt beschreven door een allometrische functie:

$$F = a W^b$$

waarin:

- F = clearance rate (l/h/oester)
- W = gewicht oester (g DW)
- a = Parameter
- b = Parameter

Op basis van theoretische gronden hebben Kooijman & Metz (1984) gesteld dat voedselopname evenredig zou moeten zijn met de oppervlakte van het voedselopname apparaat. Met de aannames dat het weefseloppervlak van het voedselopname apparaat evenredig is met het volume, en het volume evenredig met de lengte (in centimeter) van het organisme, veronderstellen zij een opname evenredig met $W^{2/3}$. Gerdes (1983a) vindt een b van 0.73 voor de Japanse oester.

Door de afhankelijkheid van de grootte of gewicht van een oester wordt de clearance rate meestal uitgedrukt per cm of g organisme.

Partikel selectie

In oesters zijn de ctenidia verantwoordelijk voor het selecteren van de partikels, waarbij de labiale palpen een ondersteunende rol spelen en met name het volume van het te verteren materiaal bepalen. Dit in tegenstelling tot mosselen waarin de ctenidia een kleine rol spelen in partikel selectie, en alleen het materiaal transporteren naar de labiale palpen (Ward et al., 1998). Japanse oesters kunnen deeltjes opnemen vanaf 2 μm . De effectiviteit neemt toe naarmate de grootte van het deeltje toeneemt, met een maximum tussen de 6 μm en 8 μm (Ropert & Gouletquer, 2000). Ter vergelijking, ook de mossel *Mytilus edulis*, en de kokkel *Cerastodera edule* nemen deeltjes vanaf 2 μm met grote efficiëntie op (Vahl, 1972; Møhlenberg & Riisgård, 1978).

Clearance rates zijn afhankelijk van het type voedsel. Dupuy et al. (2000) vonden verschillende clearance rates voor picofytoplankton, diatomeeën, flagellaten groter en

kleiner dan 5 μm , dinoflagellaten en cilicaten. Tabel 1 geeft het overzicht. Dupuy et al. (2000) concluderen uit de lage retentie van picofytoplankton dat deze soort niet door oester kieuwen worden achtergehouden. De retentie van deeltjes groter dan 5 μm is het grootst. Oesters kunnen hun clearance rate aanpassen aan oligotrofe omstandigheden.

Tabel 1: Clearance rates en retenties van de Japanse oester bij verschillende typen voedsel (Dupuy et al., 2000).

Type	gemiddelde clearance rate (l/h/g)	standaard deviatie (l/h/g)	retentie (%)
picofytoplankton	0.02	0.003	0
diatomeeën	8.1	1.3	92
flagellaten < 5 μm	6.8	6.2	48
flagellaten > 5 μm	16.7	4.8	80
dinoflagellaten	14.8	0.8	96
cilicaten	12.7	6.1	93

Filtreren van schelpdierlarven

Van mosselen is bekend dat zij in staat zijn zooplankton af te filtreren. Door Davenport et al (2000) is de maaginhoud van mosselen onderzocht, en werden larven in allerlei ontwikkelingsstadia gevonden.

Door van Stee (2000) is aangetoond dat Japanse oesters larven van mosselen affiltreren, en wel met een clearance rate van 1.6 l/h/g afdw. Ook Been (2001) toonde aan dat Japanse oesters in staat zijn mossellarven uit het water te filtreren. Hierbij bleek een individuele oester sneller de larven te filtreren dan een kolonie.

Gevonden clearance rates

Verskillende auteurs hebben de clearance rate van Japanse oesters in experimentele opstellingen vastgesteld.

Tabel 2 geeft een overzicht van de gevonden waarden in de literatuur, waarbij experimenten uitgevoerd bij temperaturen boven de 20°C minder relevant zijn voor de situatie in de Oosterschelde.

Tabel 2: Gevonden clearance rates (CR) voor de Japanse oester (per cm of per gram drooggewicht)

CR	eenheid	interval	T	type voedsel	referentie
0.17	l/cm/h		12	<i>Pavlova luthori</i>	Ren et al., 2000
2.43	l/h/g	1.78-3.19	17	<i>Isochrysis</i> + <i>Tetraselmis</i> + biodeposits	Ropert & Goulletquer, 2000
11.8	l/h/g	6.8-16.7	25	diatomeeën, (dino)flagellaten en clicaten.	Dupuy et al., 2000
4.0	l/h/g	2.7-5.3		Flagellaten	Dupuy et al., 1999
4.5	l/h/g	4.1-4.9	15	<i>Chaetoceros</i> + <i>Isochrysis</i>	Bougrier et al., 1995
4.7	l/h/g	2.0-10.6	20	<i>Isochrysis</i>	Gerdes 1983a
3.84	ml/cm/min	3.54–4.16	9-17	<i>Phaeodactylum</i> + opgelost bodem materiaal	Kiørboe & Mohlenberg, 1981
93	ml/min/g				Wayne, 1972
<i>Intern RIVO onderzoek</i>					
5.6	l/h/g	4.1-6.9	10	Oosterschelde water	Habraken, 1999
2.03	l/g/h	0.18-9.2	10-15	Oosterschelde water	Been, 2001

Kiørboe & Møhlenberg (1981) onderzochten de clearance rate van 10 soorten bivalven. De clearance rate van de Japanse oester in het onderzoek (3.84 ml/min/cm) lag dicht bij de gemiddelde clearance rate (3.44 ml/min/cm). De laagste clearance rate werd gevonden bij *Muculus niger* (0.49 ml/min/cm), en de hoogste bij *Cerastoderma edule* (6.89 ml/min/cm).

Variatie in clearance rate

Clearance rates van individuele oesters variëren sterk in de tijd, ook wanneer experimentele omstandigheden als temperatuur en aangeboden algen concentratie, constant worden gehouden. Er is geen periodiciteit te vinden in deze variaties. Volgens Gerdes (1983a) neemt de clearance rate af naarmate de partikel concentratie in het medium toeneemt. Ren et al. (2000) voerden experimenten uit bij 12 °C, en vonden een toename van de clearance rate tot een seston concentratie van 10 mg/l. Bij hogere concentraties nam de clearance rate langzaam af.

De temperatuur heeft invloed op de clearance rate (zie temperatuur). Walne (1972) stelde een gemiddelde clearance rate van de Japanse oester van 93 ml/min/g (=5.6 l/h/g) vast. In de zomermaanden lag de filtratiesnelheid hoger dan in de wintermaanden.

Clearance rate van larven (Gerdes, 1983a)

De kleinste oesterlarven, met een schelplengte tot 120 µm, hebben een relatief lage clearance rate tussen de 0.5 en 3.6 µl/uur/larf, wat gelijk is aan $1.3 \cdot 10^{-5}$ tot $5.7 \cdot 10^{-5}$ l/h/g. De grotere larven met een schelplengte van 120 tot 300 µm hebben een clearance rate die ligt tussen de 13.8 en 100 µl/uur/larf, wat gelijk is aan $3.5 \cdot 10^{-5}$ tot $1.2 \cdot 10^{-4}$ l/h/g. De grootste onderzochte larven, met een schelplengte boven de 300 µm, hebben een clearance rate tussen 20 en 67 µl/uur/larf, wat gelijk is aan $1.1 \cdot 10^{-5}$ en $3.6 \cdot 10^{-5}$ l/h/g. Net als volwassen oesters zijn larven in staat de filtratie activiteit aan de voedsel concentratie in de omgeving aan te passen.

Clearance rates van populaties

Bij een dichtheid van 278 g dw/m² aan Japanse oesters berekende Ropert & Gouletquer (2000) een clearance rate van 677 l/h/m².

Situatie in de Oosterschelde

In de Oosterschelde zullen Japanse oesters gezien hun voedingswijze, voedselbronnen en clearance rate met andere suspensie-eters, waaronder kokkels, om voedsel te concurreren. Daarnaast hebben oesters mogelijk een effect op de schelpdierpopulaties omdat zij de larven van deze schelpdieren affiltreren.

7. Reproductie

7.1 Spawing

De sexen van de Japanse oester zijn gescheiden, maar kunnen veranderen (Reise, 1998). Larven ontwikkelen zich als mannelijke oester, en veranderen tijdens hun leven in een vrouwelijk oester (Guo et al., 1998). Het moment van sexe verandering wordt gecontroleerd door genetische processen, en nauwelijks door omgevingsfactoren (Baghurst & Mitchell, 2002).

Japanse oesters zijn ovipaar. De ontwikkeling van de gonade van zowel mannelijke als vrouwelijke oesters wordt beschreven in verschillende fasen: de ongedifferentieerde fase, de vroege en late ontwikkeling van de oöcyten en spermatocyten, de rijping, de spawning en de resorptie fase (Steele & Mulcahy, 1999).

Japanse oesters spawnen vanaf hun eerste levensjaar. De bevruchting vindt extern plaats. De meeste Japanse oesters op het noordelijk halfrond spawnen in juli en augustus (Reise, 1998). Ook in juni en september kan spawning plaatsvinden (Arakawa, 1990). Op het zuidelijk halfrond vind spawning in januari en februari plaats (Thomson, 1951).

Een vrouwelijke oester produceert tussen de $1 \cdot 10^6$ en $1 \cdot 10^8$ eitjes per jaar (Reise, 1998), met een grootte van 50 micron.

7.2 Larvale ontwikkeling

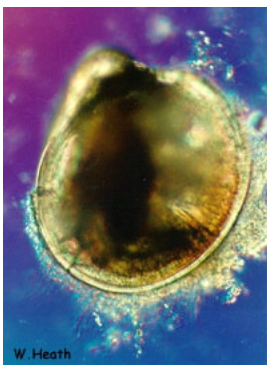


Foto 4:
Oesterlarve

De larven van de Japanse oester vertonen een groei en ontwikkeling die typisch is voor bivalve larven, van embryo via D-larve en umbo tot pediveliger (Bochenek et al., 2001). De bevruchte eicel ontwikkelt zich in een dag tot larve. Larven zijn planktonisch, en settling vind 15 tot 30 dagen na de bevruchting plaats (Reise, 1998). De larven kunnen grote afstanden afleggen (Shatkin et al., 1997). Grote larven zakken naar de bodem, groeperen zich en kruipen rond op zoek naar een geschikt habitat. Na de metamorfose hechten de jonge oesters zich aan rotsen of schelpen van schelpdieren in de lagere litorale of in rustig sublitoraal gebied (Reise, 1998).

De overleving van larven wordt bepaald door een aantal factoren (Bochenek et al., 2001):

- De interne samenstelling van het ei, met name het vetgehalte.
- De mogelijkheden van de larf om te groeien en de tijd als planktonsoort te minimaliseren, waarmee de kans op predatie wordt verminderd.

- De mogelijkheid om voldoende energie op te slaan om de metamorfose tot een succesvol einde te brengen.

8. Abiotiek-toleranties

8.1 Temperatuur

Japanse oesters hebben een tolerantie voor een temperatuur tot $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Reise, 1998). Deze lage temperatuur wordt in de Oosterschelde niet bereikt, de laagste gemeten minimumtemperatuur over een periode van 30 jaar (RIKZ-gegevens) is $-1.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ in de noordtak en in het komgebied.

Juveniele Japanse oesters gehouden bij $3\text{ }^{\circ}\text{C}$ overleefden een periode van 3 weken. Na zeven weken trad 24% mortaliteit op, terwijl de mortaliteit na 11 weken 96% was. Dit kan betekenen dat de overleving van juvenielen tijdens winters met een langdurige temperatuur rond de $3\text{ }^{\circ}\text{C}$ laag is, en de gebieden waar dit optreedt daarmee ongeschikt voor Japanse oesters (Child & Laing, 1998). Gedurende de periode van spawning en de larvale periode treden deze temperaturen niet op in de Oosterschelde.

Temperaturen boven de $43\text{ }^{\circ}\text{C}$ zijn lethaal voor oesters. Door een temperatuurschok van $37\text{ }^{\circ}\text{C}$ konden de oesters temperaturen die anders lethaal zijn overleven. De geïnitieerde thermotolerantie bleef meer dan 10 dagen na de temperatuurschok in stand (Shamseldin et al., 1997). Deze hoge temperaturen komen in de Oosterschelde niet voor, de hoogst gemeten watertemperatuur bedroeg $24\text{ }^{\circ}\text{C}$.

De Japanse oester groeit het beste bij temperaturen tussen de 11 en $34\text{ }^{\circ}\text{C}$. De tolerantiegrenzen voor groei liggen bij $3\text{ }^{\circ}\text{C}$ als minimum, en $35\text{ }^{\circ}\text{C}$ als maximum (Mann et al., 1991). Temperaturen onder de $3\text{ }^{\circ}\text{C}$ worden in de Oosterschelde alleen in de winterperiode gemeten, wanneer de Japanse oesters niet of nauwelijks groeien.

Voor spawning is een watertemperatuur boven de $16-18\text{ }^{\circ}\text{C}$ nodig (Mann et al., 1991; Reise, 1998). De optimale temperatuur voor spawning ligt tussen de 20 en $25\text{ }^{\circ}\text{C}$, terwijl boven de $34\text{ }^{\circ}\text{C}$ geen spawning meer optreedt (Mann et al., 1991). In Australië werd spawning waargenomen wanneer de watertemperatuur boven de $22\text{ }^{\circ}\text{C}$ kwam (Thomson, 1951). Water temperaturen boven de $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ komen regelmatig voor in de Oosterschelde. In de noordtak lag 6% van de temperatuur waarnemingen boven deze temperatuur.

De clearance rate is maximaal bij een temperatuur rond de $19-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Bougrier et al., 1995; Ren et al., 2000). De zuurstof consumptie snelheid neemt toe met toenemende temperatuur (Ren et al., 2000; Bougrier et al., 1995).

8.2 Saliniteit

De Japanse oester heeft volgens Reise (1998) een voorkeur voor een saliniteit tussen de 11 en $34\text{ }^{\circ}\text{‰}$ (Reise, 1998). Schuiling en Smaal (1998) stellen dat het minimum zoutgehalte circa $18\text{ }^{\circ}\text{‰}$ is, en dat de oesters bestand zijn tegen fluctuaties van zoutgehalten zoals die in

een estuarium voorkomen. Tussen de 20 en 30‰ is de groei van de Japanse oester optimaal. Beneden de 10 ‰ treedt geen groei meer op. Spawning kan optreden tussen de 10 en 42‰. De optimale saliniteit voor spawning is 35‰ (Mann et al., 1991).

In de Oosterschelde is sinds 1990 in de noordtak in mei 1995 éénmaal een saliniteit van 18‰ gemeten. De overige saliniteiten liggen allen hoger dan 26‰. In het mondingsgebied is als hoogste saliniteit 35‰ gemeten. Deze saliniteiten leveren geen problemen voor de Japanse oester op.

8.3 Zuurstof

Gouletquer et al. (1999) lieten zien dat de zuurstof consumptie snelheid van juvenielen van verschillende stammen van de Japanse oester fysiologische variatie vertoonde. Ze wijten dit mogelijk aan geografische, fysische en/of genetische adaptatie. De zuurstofconsumptie van de Japanse oester neemt toe bij toenemende temperatuur en toenemende lichaamsgrootte, zoals tabel 3 laat zien (Bougrier et al., 1995). De relatie tussen zuurstofconsumptie en lichaamsgrootte wordt beschreven door een allometrische relatie. Ropert & Gouletquer (2000) vonden een gemiddelde zuurstofconsumptie van 0.68 ml O₂/h/g dw). De zuurstofconsumptie is in de zomer hoger dan in de winter (Gerdes, 1983b). Bougrier et al. (1998) lieten zien dat een populatie Japanse oesters 80% van hun tijd onder water zuurstof consumeren.

Tabel 3: Zuurstofverbruik (mg O₂/h/g DW) van de Japanse oester volgens het model van Bougrier et al. (1995).

Gewicht ↓	Temperatuur →	
	5 °C	31 °C
0.1 g DW	0.05 mg O ₂ /h	0.28 mg O ₂ /h
2.9 g DW	0.75 mg O ₂ /h	4.13 mg O ₂ /h

8.4 Overigen

Net als bij mosselen daalt de Japanse oester dichtheid in een bank bij ijsgang (Reise, 1998). De larven van Japanse oesters kunnen slecht aan het substraat hechten bij stroomsnelheden boven de 10 cm/s (Arakawa, 1990).

9. Interacties

9.1 Effecten op soorten

Een blijvende populatie van Japanse oesters kan effecten hebben op de ecologie van een gebied. De Japanse oester kan zich vestigen op sublitorale en litorale delen, en daarmee het habitat van bestaande endemische soorten verstoren of verwijderen. De Japanse oester competeert om ruimte met de Amerikaanse oester (*Crassostrea virginica*), strandgaper (*Mya arenaria*) en mossel (*Mytilus edulis*), en kan deze soorten vervangen (Shatkin, 1997).

De strandgaper (*Mya arenaria*) reproduceert bij lagere temperaturen en eerder in het seizoen dan de Japanse oester. De competitie tussen beide soorten vindt vooral plaats om de ruimte. De strandgaper wordt verdrongen naar de hele zachte substraten, waar de Japanse oester niet overleven kan. In gebieden met een harde bodem en de juiste watertemperatuur voor broedval, creëren de larven van de Japanse oester een "tapijt" van broedjes, die de strandgaper weg competeert op basis van voedsel en ruimte (Shatkin et al., 1997).

De Japanse oester competeert met de polychaet *Lanice conchilega* om partikels in de waterfase.

Arzul et al. (2001) onderzochten het effect van excretie producten van de Japanse oester op de groei van vier algensoorten. Sommige algensoorten werden in hun groei gestimuleerd door de aanwezigheid van de Japanse oester, voor andere werd geen verschil in groei gevonden bij aan of afwezigheid. Remming van de groei door aanwezigheid van de Japanse oester is niet opgetreden in de experimenten.

In de Oosterschelde zal de oesters met diverse schelpdiersoorten om de beschikbare ruimte en het beschikbare voedselCompeteren (Kater, 2003; Kater & Brinkman, in prep).

9.2 Effecten oesterkweek op levensgemeenschappen

Villarreal (1995) concludeert uit een studie van het effect van oesterkweek op zeegrasvelden dat de zeegrasvelden geen veranderingen vertoonden buiten de oester kweekgebieden.

Castel et al. (1989) vonden in hun onderzoek in de Arcachon Bay (Frankrijk) dat de meiofauna dichtheden bij oester hoger was vergeleken met zandbanken, maar dat de macrofauna dichtheden bij oesters juist lager was. Zij verklaren dit doordat de biodepositie die door de oester aanwezigheid optreedt een verrijking van voedsel voor meiofauna oplevert, maar dat hierdoor het klimaat voor macrofauna verslechtert omdat de zuurstofvraag verhoogt, waardoor lage zuurstofconcentraties ontstaan.

De Grave et al. (1998) vonden echter geen effect van oesterkweek op de macrofauna levensgemeenschap, behalve fysische verstoring door scheepvaart.

De kweek van Japanse oesters in de Oosterschelde zal het Oosterschelde ecosysteem slechts op een klein schaalniveau beïnvloeden.

9.3 Predatie

Japanse oesters worden gegeten door zeesterren, krabben, kreeften, en verschillende soorten vissen en vogels (Shatkin et al., 1997).

Krabben (*Carcinus maenas*) proberen alle groottes van Japanse oesters tussen de 10 en 35 mm te openen, waarbij de handling time naarmate de oester groter is wel toeneemt, maar de opbrengst voor de krab gelijk blijft (Mascaró & Seed, 2000a). Krabben hebben wel de voorkeur voor kokkels en mossels boven de Japanse oester. Er kon echter geen preferentie worden geconstateerd tussen de Japanse en platte oester *O. edulis* (Mascaró & Seed, 2000b)

Zilvermeeuwen prederen op Japanse oesters, waarbij ze, om de oesters open te krijgen, dezelfde techniek gebruiken als bij mosselen. Ze laten de oesters vanaf een hoogte naar beneden vallen, waardoor deze breken, en gegeten kunnen worden (Reise, 1998).

Van de Amerikaanse oester (*Crassostrea virginica*) is beschreven dat deze gegeten wordt door de gastropood *Rapana venosa* (Harding & Mann, 1999). Onbekend is of ook Japanse oesters worden gegeten door deze soort.

In de Oosterschelde is de predatiedruk op de Japanse oester laag.

9.4 Parasieten

Spioide polychaeten behoren tot de algemene schelpdierinfecties. Infectie vindt vooral plaats door soorten van het geslacht *Polydora* (*P. websteri*, *P. huplura*) en *Bacardia* (*B. acus*, *B. knoxi*, *B. atokouica*, *B. chilensis*). In Nieuw-Zeeland is *Bacardia knoxi* de belangrijkste polychaete parasiet in de Japanse oester (Handley, 1995).

De wormen boren zich in de schelp, en leven en reproduceren daar, waarbij gangen worden gegraven waarin eieren worden gelegd. De gastheer legt een semi-transparante laag ("blister") over de wormen aan (Caceres-Martinez et al., 1998). De boorgaten verzwakken de schelp.

Er kunnen meer dan 30 *Polydora* wormen in één oester aangetroffen worden. Bij een aantal van zes wormen verandert de conditie index van de oesters niet significant ten opzichte van niet-geïnfecteerde oesters. Ook de mortaliteit is bij geïnfecteerde oester niet hoger dan bij niet-geïnfecteerde oesters (Caceres-Martinez et al., 1998).

Het organisch stof gehalte van de schelp is afhankelijk van de mate van infectie met *Polydora*, het proteïne gehalte in de schelp wordt meer bepaald door seizoen en lokale

omgevingsfactoren (Almeida et al., 1996). Bij gekweekte oesters kan de worm worden verwijderd door de oesters gedurende 12 uur in kraanwater te leggen, of in tot 70 °C opgewarmd zeewater gedurende 40 seconden. Na deze behandelingen hebben de oesters significant minder *Polydora*, maar wordt de oesteroverleving niet aangetast (Nel et al., 1996).

In de Oosterschelde wordt *Polydora* in de Japanse oesters op de Yerseke Bank aangetroffen. Dit leidt echter niet tot een verhoogde sterfte (Engelsma & Haenen, 2002). Naast polychaeten parasiteren verschillende andere parasieten op de Japanse oester. Geen van deze soorten beperken zich tot de Japanse oester alleen, maar zijn wijdverspreide parasieten onder allerlei schelpdieren (Aguirre-Macedo & Kennedy, 1999).

In de Oosterschelde is geconstateerd dat Japanse oesters bedekt kunnen worden met een tapijt van druipzakpijpen (*Didemnum lahillei*). Deze kolonievormende zakpijp groeit graag over andere organismen heen. Bij Japanse oesters leidt dit tot verstikking omdat de druipzakpijpen ook de siphonen overgroeien. In de Oosterschelde is een piek geweest in de jaren 1996-1998, waarna de bedekkingsgraad weer is afgenomen. De achterblijvend, dode, oesterschelpen worden vervolgens gekoloniseerd door oesterbroed (de Kluijver & Dubbeldam, 2003).

10. Verspreiding en kweek

10.1 Azië

De Japanse oester komt van origine uit Noordoost Azië. In Azië is de Japanse oester nu verspreid van Chikhachov Bay en South Kurile shallows in het noorden tot kusten van Japan, Korea en China. De Japanse oester wordt in Japan commercieel gekweekt (Hayakawa et al., 2001).

10.2 Europa

Groot-Brittannië

In Groot-Brittannië werden de eerste oesters in 1876 geïmporteerd. Japanse oesters werden in 1965, 1972 en 1978 Japanse oesters geïmporteerd uit Canada en Amerika (Utting & Spencer, 1992). In het jaar 2000 werden zowel de Japanse als Platte oester in Groot-Brittannie gekweekt. Beide oester-soorten maakten in dit jaar 7% uit van de totale productie, die vooral wordt gedomineerd door mosselen (90%). Totaal werd 560 ton aan Japanse oesters gekweekt in dit jaar (CEFAS, 2002). In 1977 was dit 100 ton, en in 1983 175 ton (Drinkwaard, 1999). In de laatste jaren is er sporadisch wat broedval van wilde oesters opgetreden op een aantal plaatsen langs de Britse kust (Drinkwaard, 1999).

Ierland

In Ierland werd in 1969 de Japanse oester geïntroduceerd vanuit Noord Wales. De oester industrie heeft zich in Ierland langzaam ontwikkeld. In 1991 was de jaarproductie ongeveer 1500 ton (Shatkin et al., 1997).

Duitsland

In Duitsland werd de Japanse oester in 1974 geïmporteerd uit Schotland, met als doel te experimenteren met kweekpercelen. In 2000 is de Japanse oester geïnventariseerd bij de eilanden Borkum, Juist en Baltrum (Wehrman et al., 2000). Bij het eiland Sylt wordt vanaf 1986 de Japanse oester gekweekt, en begin van de jaren 90 de eerste broedval geconstateerd (Reise, 1998). In 1995 werd de grootte van de populatie op 1 miljoen oesters geschat.

Frankrijk

In 1967 en 1970 kregen Portugese oester gekweekt in Frankrijk een ziekte aan de labiale palpen, gevolgd door een hoge mortaliteit. Voor de 5000 oesterkwekers moest snel een oplossing worden gevonden. Tussen 1971 en 1977 werden Japanse oesters uit Canada en broed uit Japan geïmporteerd naar verschillende Franse baaien. De introductie werd een succes door hoge groeisnelheden en natuurlijke broedval, en in 1976 werd een productie van 80000 ton gerealiseerd (Grizel & Héral, 1991).

Nederland

In Nederland vinden oestervisserij en oesterkweek plaats in de Oosterschelde en het Grevelingenmeer. In 2003 is 500 ha oesterperceel in het Grevelingenmeer en 1550 ha oesterperceel in de Oosterschelde verhuurd (www.zeeuwseoester.nl). De Nederlandse oesteraanvoer fluctueert sterk van jaar tot jaar. In het seizoen 1989-1990 werden 11 miljoen oesters aangevoerd. De aanvoer bestond voor 49% uit platte oesters en voor 51% uit Japanse oesters. In 1999 werden 29 miljoen oester aangevoerd, en bestond de aanvoer voor 3% uit platte oesters en voor 97% uit Japanse oesters (www.zeeuwseoester.nl). De verspreiding van de Japanse oester in de Oosterschelde is beschreven in hoofdstuk 2. In 1987 vond voor de eerste maal broedval plaats in het Grevelingenmeer. In de jaren 80 vond sporadische settling van Japanse oesterlarven in de Westerschelde plaats. In de jaren 90 nam het aantal oesters in de Westerschelde toe. In de Waddenzee worden ook de eerste Japanse oesterbanken gemeld (Drinkwaard, 1999).

10.3 Noord-Amerika

De Japanse oester is in Noord-Amerika in 1902 geïntroduceerd langs de westkust, om het afnemende bestand van *Ostrea lurida* ("Olympic oyster") aan te vullen (Shatkin et al., 1997). In Noord-Amerika wordt de Japanse oester tegenwoordig wordt gevonden van Alaska tot Californie. Hij wordt daar voornamelijk gecultiveerd op oester kwekerijen in beschermde estuaria langs de kust. In Washington en Brits Colombia (Canada) komen wilde banken voor.

10.4 Australië

In Australië is de Japanse oester geïntroduceerd in 1947 in Tasmanie en Western Australië (Thomson, 1951), en in 1953 in Victoria, en heeft zichzelf verspreid naar South Wales en Queensland (Shatkin et al., 1997). In Southern Australia is de commerciële aquacultuur in 1970 geïntroduceerd. In 1999 werden vanuit Southern Australia 23.8 miljoen Japanse oesters verkocht (Baghurst & Mitchell, 2002). Alleen de introductie in Western Australië is niet succesvol geweest. De oorzaak hiervan is niet duidelijk, mogelijk onvoldoende voedsel, het vrijkomen van toxische stoffen of een algenbloei. In Nieuw Zeeland werd de Japanse oester eind jaren 60 per ongeluk geïntroduceerd (Shatkin et al., 1997).

11. Modellen

De oesterproblematiek in de Oosterschelde kan met een modelmatige benadering worden aangepakt. Een eerste aanzet hiertoe is gedaan tijdens de 45-ste Europese Studiegroep Wiskunde met de Industrie (SWI), welke in februari 2003 is gehouden. Tijdens deze studiegroep bijeenkomst is een eerste aanzet gemaakt om de verspreiding en broedval van Japanse oesters in de Oosterschelde te modelleren (Van den Berg et al., 2003).

Behalve de actie uitgevoerd tijdens de SWI zijn er diverse modellen voor Japanse oesters in diverse landen gemaakt. Sommige van deze modellen zullen ook bruikbaar zijn in de Oosterschelde situatie. Hieronder volgt kort een overzicht.

- Een groeimodel voor gekweekte Japanse oesters in Thau Lagoon in Frankrijk (Gangnery et al., 2003).
- Populatie-dynamisch model waarmee de effect van voedselsamenstelling op de groeisnelheid van de Japanse oester in cultuur in de Kamakman Bay in Korea zijn berekend (Hyun et al., 2001).
- Een dynamisch energie budget model waarmee de groei van de Japanse oester in respons op omgevingsvariabelen is gemodelleerd (Ren & Ross, 2001).
- Een biochemisch georiënteerd model waarmee de groei, ontwikkeling, en metamorfose van larven wordt beschreven (Bochenek et al., 2001).
- Een populatie-dynamisch model waarmee de veranderingen in het bestand en jaarproductie kunnen worden voorspeld (Gangnery et al., 2001). Het model is gebaseerd op dichtheid als functie van de mortaliteit, individuele groeisnelheid en variabiliteit tussen individuen. Het model houdt rekening met de kweek strategieën zoals de tijd van zaaien en oogsten.
- Een populatie dynamisch model waarmee de groei van larve tot adult wordt beschreven (Kobayshi et al., 1997).
- Een oester populatie model waarmee de dynamiek van de fase na settlement van juveniel tot adulte oester beschreven wordt (Hofmann et al., 1992, Hofmann et al., 1994).

12. Literatuur

Aguirre-Macedo ML & Kennedy CR, 1999. Diversity of metazoan parasites of the introduced oyster species *Crassostrea gigas* in the Exe Estuary. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 79: 57-63.

Almeida MJ, Machado J & Coimbra J, 1996. The effect of *Polydora* sp. infestation on the shell calcification of the oyster *Crassostrea gigas*. Bulletin de l'Institut océanographique, Monaco No special 14 (4): 195-202.

Arakawa KY, 1990. Competitors and fouling organisms in the hanging culture of the pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg). Mar. Behav. Physiol. 17: 67-94.

Arzul G, Seguel M & Clément A, 2001. Effect of marine animal excretions on differential growth of phytoplankton species. ICES J. Mar. Sci. 58(2): 386-390.

Baghurst BC & Mitchell JG, 2002. Sex-specific growth and condition of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas* Thunberg). Aquacul. Res. 33: 1253-1263.

Bougrier S, Geairon P, Deslous-Paoli JM, Bacher C & Jonquières G, 1995. Allometric relationships and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas* (Thunberg). Aquaculture 134: 143-154.

Been R, 2001. De filtercapaciteit van de Japanse oester: Het effect van de temperatuur op de filtercapaciteit en de invloed van de Japanse oester op mossellarven. Intern RVIORapport nr 01.012.

Berg van den JB, Kozyreff G, Lin HX, McDarby J, Peletier MA, Planqué R & Wilson PL, 2003. Japanese oysters in dutch waters. In: Proceedings of the fortyfifth European Study Group with Industry. N.C. Ovenden, D.R. Pik, V. Rottschäfer (ed.).

Bochenek EA, Klinck JM, Powell EN & Hofmann EE, 2001. A biochemically based model of the growth and development of *Crassostrea gigas* larvae. J. Shellf. Res. 20(1): 243-266.

Boudry P, Heutebise S, Collet B, Cornette F & Gerard A, 1998. Differentiation between populations of the Portugese oyster *Crassostrea angulata* and the Pacific oyster *Crassostrea gigas*, revealed by mtDNA RFLP analysis. J. Exp. Biol. Ecol. 226: 279-291.

-
- Bougrier S, Geairon P, Deslous-Paoli JM, Bacher C & Jonquières G, 1995. Allometric relationships and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture* 134: 143-154.
- Bougrier S, Hawkins AJS & Héral M, 1997. Preingestive selection of different microalgal mixtures in *Crassostrea gigas* and *Mytilus edulis*, analysed by flow cytometry. *Aquaculture* 150:123-134.
- Bougrier S, Collet B, Geairon P, Geffard O, Heral M & Deslous-Paoli JM, 1998. Respiratory time activity of the Japanese oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 219: 205-216.
- Caceres-Martinez J, Macias-Montes de ca P. & Vasques-Yeomans R, 1998. *Polydora* sp. infestation and health of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* cultured in Baja California, Nw Mexico. *J. Shellfish Res.* 17(1): 259-264.
- Castel J, Labourg PJ, Escaravage V, Auby I & Garcia ME, 1989. Influence of seagrass beds and oyster parks on the abundance and biomass patterns of meio- and macrobenthos in tidal flats. *Est. Coast. Shelf Sci.* 28: 71-85.
- CEFAS, 2002. *Shellfish News* 13.
- Child AR & Laing I, 1998. Comparative low temperature tolerance of small juvenile European, *Ostrea edulis* L., and Pacific oysters, *Crassostrea gigas* Thunberg. *Aquacul. Res.* 29: 103-113.
- Davenport J, Smith RJJW & Packer M, 2000. Mussels *Mytilus edulis*: significant consumers and destroyers of mesozooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 198: 131-137.
- De Grave S, Moore SJ & Burnell G, 1998. Changes in benthic macrofauna associated with intertidal oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg) culture. *J. Shellfish Res.* 17(4): 1137-1142.
- Drinkwaard AC, 1999. Introductions and developments of oysters in the North Sea area: a review. *Helgol. Meeresunters.* 52: 301-308.
- Dupuy C, Le Gall S, Hartmann HJ & Bréret M, 1999. Retention of ciliates and flagellates by the oyster *Crassostrea gigas* in French Atlantic coastal ponds: protists as a trophic link between bacterioplankton and benthic suspension-feeders. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 177: 165-175.

Dupuy C, Vaquer A, Lam-Höai T, Rogier C, Mazouni N, Lautier J, Collos Y & Le Gall S, 2000. Feeding rate of the oyster *Crassostrea gigas* in a natural planktonic community of the Mediterranean Thau Lagoon. Mar. Ecol. Prog. Ser. 205: 171-184.

Engelsma MY & Haenen OLM, 2002. Jaarverslag schelpdierziekten 2001. Resultaten in 2001 van onderzoek naar ziekten, plagen en mortaliteiten in de schelpdierbestanden van het Grevelingenmeer en de Oosterschelde. Rapport 02/0026615. CICD Lelystad.

Gangnery A, Bacher C & Buestel D, 2001. Assessing the production and the impact of cultivated oysters in the Thau Lagoon (Mediterranee, France) with a population dynamics model. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 58: 1012-1020.

Gangnery A, Chabirand JM, Lagarde F, Le Gall P, Oheix J, Bacher C & Buestel D, 2003. Growth model of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, cultured in Thau Lagoon (Mediterranee, France). Aquaculture 215: 267-290.

Gerdes D, 1983a. The Pacific oyster *Crassostrea gigas*. Part I. Feeding behaviour of larvae and adults. Aquaculture 31: 195-219.

Gerdes D, 1983b. The Pacific oyster *Crassostrea gigas*. Part II. Oxygen consumption of larvae and adults. Aquaculture 31: 221-231.

Gouletquer P, Wolowicz M, Latala A, Geairon P, Huvet A & Boudry P, 1999. Comparative analysis of oxygen consumption rates between cupped oyster spat of *Crassostrea gigas* of French, Japanese, Spanish and Taiwanese origin. Aquat. Living Resour. 12(4): 271-277.

Grizel H & Héral M, 1991. Introduction into France of the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*). J. Conseil Int. L'Exploration Mer 47: 399-403.

Guo, X, Hedgecock D, Hershberger WK, Cooper K & Allen SK Jr, 1998. Genetic determinants of protandric sex in the Pacific Oyster, *Crassostrea gigas* Thunberg. Evolution 52: 394-402.

Habraken N, 1999. Invloed van de Japanse oester (*Crassostrea gigas*) op het Oosterschelde systeem. Afstudeerscriptie. RIVO rapport 99.008.

Handley SJ, 1995. Spionid polychaetes in Pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg) from Admiralty Bay, Marlborough Sounds, New Zealand. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 29: 305-309.

-
- Harding JM & Mann R, 1999. Observations on the biology of the Veined Rapa Whelk, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Chesapeake Bay. J. Shellfish Res. 18(1): 9-17.
- Hayakawa Y, Kobayashi M & Izawa M, 2001. Sedimentation flux from mariculture of oyster (*Crassostrea gigas*) in Ofunato estuary, Japan. ICES J. Mar. Sci. 58(2): 435-444.
- Hofmann EE, Powell EN, Klinck JM, Wilson EA, 1992. Modeling oyster populations III. Critical feeding periods, growth and reproduction. J. Shellfish Res. 11(2): 399-416.
- Hofmann EE, Klinck JM, Powell EN, Boyles S, Ellis M, 1994. Modeling oyster populations II. Adult size and reproductive effort. J. Shellfish Res. 13(1): 165-182.
- Hyun KH, Pang IG, Klinck JM, Choi KS, Lee JB, Powell EN, Hofmann EE & Bochenek EA, 2001. The effect of food composition on Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) growth in Korea: a modeling study. Aquaculture 199: 41-62.
- Imai T & Sakai S, 1961. Study of breeding of Japanese oyster, *Crassostrea gigas*. Tohoku Journal of Agriculture Research 12(2): 125-171.
- Kater BJ, 2003. De voedselsituatie van kokkels in de Oosterschelde. Rapport C018/03. RIVO Yerseke
- Kater BJ & Baars JJMD, 2003. Reconstructie van oppervlakten van litorale Japanse oesterbanken in de Oosterschelde in het verleden en een schatting van het huidig oppervlak. Rapport C017/03. RIVO Yerseke.
- Kater BJ, Baars JJMD & Perdon J, 2003. Japanse oesters in het litorale gebied van de Oosterschelde in 2002. Rapport C003/03. RIVO Yerseke.
- Kjørboe T & Møhlenberg F, 1981. Particle selection in suspension-feeding bivalves. Mar. Ecol. Prog. Ser. 5: 291-296.
- Kluijver de M. & Dubbeldam M. De sublitorale hardsubstraat levensgemeenschap in de Oosterschelde. Ontwikkelingen in de periode 1985-2002. AquaSense concept rapport.
- Kobayashi M, Hofmann EE, Powell EN, Klinck JM, Kusaka K, 1997. A population dynamics model for the Japanese oyster, *Crassostrea gigas*. Aquaculture 149: 285-321.

Kooijman SALM & Metz JAJ, 1984. On the dynamics of chemically stressed populations: the deduction of population consequences from effects on individuals. *Ecotox. Environ. Saf.* 8: 254-274.

Mann R, Burreson EM & Baker PK, 1991. The decline of the Virginia oyster fishery in Chesapeake Bay: Considerations for introduction of a non-endemic species, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). *J. Shellf. Res.* 10(2): 379-388.

Mascaró M & Seed R, 2000a. Foraging behaviour of *Carcinus maenas* (L.): Comparisons of size-selective predation on four species of bivalve prey. *J. Shellfish Res.* 19(1): 283-291.

Mascaró M & Seed R, 2000b. Foraging behaviour of *Carcinus maenas* (L.): Species-selective predation among four bivalve prey. *J. Shellfish Res.* 19(1): 293-300.

Menzel RW, 1974. Portugese and Japanese oyster are the same species. *J. Fish. Res. Board Can.* 31: 453-456.

Møhlenberg F & Riisgård HU, 1978. Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia* 17(2): 239-246.

Nel R, Coetzee PS & Van Niekerk G, 1996. The evaluation of two treatments to reduce mud worm (*Polydora hoplura* Claparede) infestation in commercially reared oysters (*Crassostrea gigas* Thunberg). *Aquaculture* 141: 31-39.

Nienhuis PH & Smaal AC, 1994. The Oosterschelde estuary, a case-study of a changing ecosystem: an introduction. *Hydrobiologia* 282/283: 1-14.

Pastoureaud A., Heral M, Prou J, Razet D & Russu P, 1996. Particle selection in the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) studied by pigment HPLC analysis under natural food conditions. *Oceanologica Acta* 19(1): 79-88.

Perdon KJ & Smaal AC, 2000. Het bestand aan Japanse oesters op de platen van de Oosterschelde. Rapport C030/00. RIVO Yerseke.

Reise K, 1998. Pacific oysters invade mussel beds in the European Wadden Sea. *Senckenbergiana Maritima* 28(4/6): 167-175.

Ren JS, Ross AH & Schiel DR, 2000. Functional description of feeding and energetics of the pacific oyster *Crassostrea gigas* in New Zealand. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 208: 119-130.

Ren JS & Ross AH, 2001. A dynamic energy budget model of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. Ecol. Mod. 142: 105-120.

Riisgård HU, 1988. Efficiency of particle retention and filtration rate in 6 species of Northeast American bivalves. Mar. Ecol. Prog. Ser. 45: 217-223.

Ropert M & Gouletquer P, 2000. Comparative physiological energetics of two suspension feeders: polychaete annelid *Lanice conchilega* and pacific cupped oyster *Crassostrea gigas*. AquaCulture 181: 171-189.

Schuiling E & Smaal A, 1998. Het zoet in de pap. Een literatuurstudie naar de effecten van verhoogde zoetwatertoevoer op commercieel belangrijke soorten in de Oosterschelde. Rapport C041/98. RIVO Yerseke.

Shamseldin AA, Clegg JS, Friedman CS, Cherr GN & Pillai MC, 1997. Induced thermotolerance in the pacific oyster, *Crassostrea gigas*. J. Shellfish Res. 16(2): 487-491.

Shatkin G, Shumway SE & Hawes R, 1997. Considerations regarding the possible introduction of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) to the Gulf of Maine: A review of global experience. J. Shellfish Res. 16(2): 463-477.

Stee van JK, 2000. De Japanse oester als concurrent en bedreiging van andere schelpdieren? Afstudeerscriptie. Rapport 00.0009. RIVO Yerseke.

Steele S & Mulcahy MF, 1999. Gametogenesis of the oyster *Crassostrea gigas* in southern Ireland. J. Mar. Biol. Ass U.K. 79: 673-686.

Thomson JM, 1951. The acclimatisation and growth of the Pacific Oyster (*Gryphaea gigas*) in Australia. Austr. J. Mar. Fresh. Res. 3-4: 65-73.

Utting SD & Spencer BE, 1992. Introductions of bivalve molluscs into the United Kingdom for commercial culture - case histories. ICES Mar. Sci. Symp. 194: 84-91.

Van den Berg JB, Kozyreff G, Lin HX, Peletier MA, Planque B & Wilson P. Japanese Oysters in Dutch Waters.

Villarreal G, 1995. Alterations in the structure of the macrobenthic community at Bahía Falsa, Mexico, related to the culture of *Crassostrea gigas*. Ciencias Marinas 21(4): 373-386.

Vahl O, 1972. Efficiency of particle retention in *Mytilus edulis* L. *Ophelia* 10(1): 17-25.

Walne PR, 1972. The influence of current speed, body size and water temperature on the filtration rate of five species of bivalves. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 52: 345-374.

Walne PR & Mann R, 1975. Growth and biochemical composition in *Ostrea edulis* and *Crassostrea gigas*. *Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Scymp.* 587-607.

Walne PR & Spencer BE, 1975. The introduction of the pacific oyster (*Crassostrea gigas*) into the United Kingdom. Shellfish Information Leaflet no. 21. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food.

Ward JE, Levinton JS, Shumway SE & Cucci T, 1998. Particle sorting in bivalves: in vivo determination of the pallial organs of selection. *Mar. Biol.* 131: 283-292.

Wehrman A, Herlyn M, Bungenstck F, Hertwick G & Millat G, 2000. The distribution gap is closed – First record of naturally settled Pacific oysters *Crassostrea gigas* in the East Frisian Wadden Sea, North Sea. *Senckenbergiana maritima* 30 (3/6): 153-160.

Wilson-Ormond EA, Powell EN & Ray M, 1997. Short-term and small-scale variation in food availability to natural oyster populations: food, flow and flux. *Mar. Ecol.* 18(1): 1-34.