

Nederlands Instituut voor Visserij Onderzoek (RIVO) BV

Postbus 68	Centrum voor
1970 AB IJmuiden	Schelpdier Onderzoek
Tel.: 0255 564646	Postbus 77
Fax.: 0255 564644	4400 AB Yerseke
E-mail: visserijonderzoek.asg@wur.nl	Tel.: 0113 672300
Internet: www.rivo.wageningen-ur.nl	Fax.: 0113 573477

Intern rapport
Nummer: 05.006

Titel: Aanpassing van kieuwen en palpen van *Mytilus edulis*,
Cerastoderma edule en *Crasostrea gigas* aan een
veranderd voedselaanbod

Auteur: Richard Treijtel

Begeleiding: drs. Karin Troost
Prof. Dr. Wim J. Wolff

Project nummer: 3.01.12191.18

Datum: 18-11 2005

Aantal exemplaren: 9
Aantal pagina's: 30
Aantal tabellen: 9
Aantal figuren: 13
Aantal bijlagen: 0

Dit rapport mag niet geciteerd worden.

Samenvatting

Bij mariene schelpdieren zijn de kieuwen en palpen de organen verantwoordelijk voor respectievelijk het vangen en sorteren van voedseldeeltjes. De grootte van deze organen verschilt tussen populaties en is een aanpassing aan de omgeving. Kieuwen zijn kleiner in een omgeving met veel voedseldeeltjes en palpen zijn kleiner in een omgeving waar het organisch gehalte van de deeltjes, en daarmee de voedselkwaliteit, hoger is. Voor iedere omgeving zal er een optimale kieuw-palp ratio zijn.

Cerastoderma edule, *Mytilus edulis* en *Crassostrea gigas* zijn drie veel voorkomende schelpdiersoorten in de Nederlandse intergetijdenzone. De kokkel *C.edule* en de blauwe mossel *M.edulis* zijn inheemse soorten, terwijl de Japanse oester *C.gigas* pas aan het begin van de jaren 60 geïntroduceerd is. De Japanse oester heeft zich daarna snel verspreid in de Nederlandse estuariën, waar hij zich settelde op hard substraat en zelfs op bestaande mosselbanken. Deze soort lijkt zich goed aan te kunnen passen en er wordt gevreesd dat hij competeert met andere schelpdiersoorten om ruimte en voedsel. Hij lijkt hierbij in het voordeel te zijn door een hoge en snelle voedselopname en groei, een grote verspreidingscapaciteit en zelfs door het consumeren van larven van andere schelpdiersoorten.

In dit onderzoek wordt een vergelijking gemaakt tussen de aanpassingscapaciteit van kieuwen en palpen van de drie schelpdiersoorten, wanneer zij worden blootgesteld aan een veranderd voedselaanbod. Gedurende het onderzoek zijn de relatieve kieuw- en palpmassa, kieuw-palp ratio, conditie en darmpassage tijd van de drie soorten bepaald voor twee locaties; de voedselrijke Waddenzee en de minder voedselrijke Oosterschelde, en van dieren getransplanteerd van de Waddenzee naar een bassin dat gevoed wordt met water uit de Oosterschelde.

Binnen drieëneenhalve maand na de transplantatie heeft geen van de drie soorten zich volledig aangepast aan de nieuwe omgeving. Relatieve kieuwmassa, conditie en darmpassagetijd zijn de fysieke parameters die voor alle drie de soorten de meeste verandering vertonen. De Japanse oester lijkt zich niet beter aan te kunnen passen aan een veranderd voedselaanbod.

Abstract

In marine bivalves the gills and labial palps are the major organs responsible for respectively the acquisition and sorting of foodparticles. The size of these organs differ between populations and is said to be an adaptation to the prevailing environmental circumstances. Gills are smaller in an environment where foodparticles are abundant and labial palps are smaller where the particles are of good quality e.g. the organic compound is high. For each different environmental location there will be an optimal gill to palp ratio.

Cerastoderma edule, *Mytilus edulis* and *Crassostrea gigas* are three of the most frequently found bivalve species in the Dutch estuaries. In comparison with the native cockle *C.edule* and blue mussel *M.edulis*, the Japanese oyster *C.gigas* has only been introduced in the early 1960's. Since then this species rapidly spread in the Dutch estuaries, settling on hard substrates and even on musselbeds. *C.gigas* seems to be highly adaptable and is feared to compete for food and space with the other bivalve species. The species seems to be in advantage with its high growth-, intake- and clearance rates, spreading capabilities and it has even been reported to consume larvae of the other bivalve species.

The aim of this study is to compare the adaptability of gills and palps between the three species, when they are exposed to a lowered foodsupply. During this study relative gill- and palp size, gill to palp ratio, condition and gut passage time have been determined for the three bivalve species from two different locations; the foodparticle-rich Waddensea and the less rich Oosterschelde estuary, and for individuals transplanted from the Waddensea to an Oosterschelde-water fed tank. In three-and-a-half month after the transplantation, none of the species has completely adapted to its new environment. Relative gillmass, condition and gut passage time showed most change for all three species. The Japanese oyster does not seem to have any real advantage when it comes to adapting to a lowered foodsupply.

Inhoudsopgave

1.	Inleiding.....	4
1.1.	Introductie.....	4
1.2.	Voedsel.....	5
1.3.	Voedselopname.....	5
1.4.	Darmpassagetijd.....	5
1.5.	Verschillende omgevingsomstandigheden.....	6
1.6.	Adaptatie.....	7
1.7.	Onderzoeksdoel.....	7
2.	Materiaal en Methoden	10
2.1.	Introductie.....	9
2.2.	Transplantatie-experiment.....	9
2.3.	Veldcontrole.....	11
2.4.	Omgevingsvariabelen.....	12
2.5.	Data-analyse.....	13
3.	Resultaten	18
3.1.	Verschil tussen Waddenzee en Oosterschelde.....	14
3.2.	Verschil in fysieke parameters tussen dieren uit de Oosterschelde en Waddenzee.....	16
3.3.	Aanpassing aan het bassin.....	18
3.4.	Effecten van omgevingsvariabelen.....	20
4.	Discussie en Conclusie	26
4.1.	Aanpassing.....	22
4.2.	Omgevingsvariabelen.....	23
4.3.	Conclusies.....	26
4.4.	Aanbevelingen.....	26
5.	Dankwoord	32
6.	Referenties	33

1. Inleiding

1.1. Introductie

In de Nederlandse intergetijdenzone komen negen primaire schelpdiersoorten voor. De meeste van deze schelpdieren leven ingegraven in de bodem, zoals de kokkel *Cerastoderma edule*. (figuur 1.1.a.) Twee van de negen soorten komen voornamelijk boven de bodem vastgehecht aan hard substraat voor en kunnen zo aanzienlijke banken vormen. Dit zijn de blauwe mossel *Mytilus edulis* (figuur 1.1.b.) en de Japanse oester *Crassostrea gigas* (figuur 1.1.c.).



Figuur 1.1.a. *Cerastoderma edule*



Figuur 1.1..b. *Mytilus edulis*



Figuur 1.1.c. *Crassostrea gigas*

Het aantal Japanse oesters is explosief gestegen in de Nederlandse wateren sinds zijn introductie in 1964, terwijl in eerste instantie gedacht werd dat de Nederlandse wateren voortplanting van de oesters niet toe zouden staan. Volgens Kater (2003) vindt men tegenwoordig vaak oesterbanken waar men vroeger vooral mosselbanken aantrof.

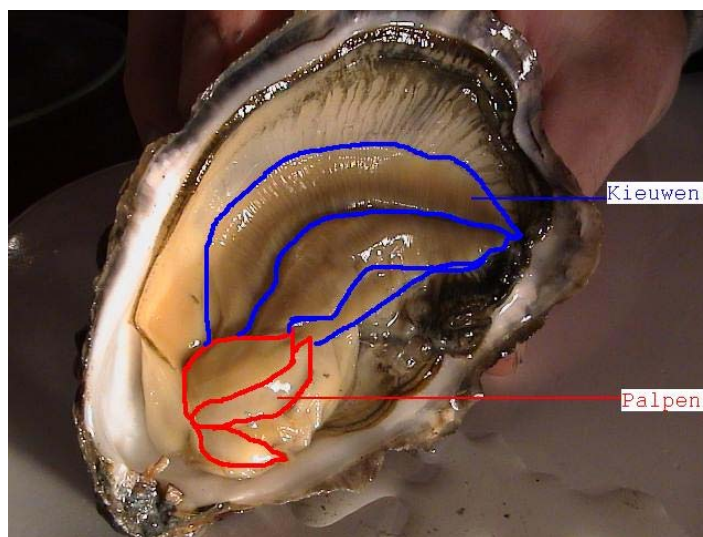
De aanwezigheid van de Japanse oesters vermindert mogelijk de voedselbeschikbaarheid voor andere belangrijke suspensie-eters. Er lijkt sprake te zijn van interspecifieke competitie voor voedsel, waarbij de oester mogelijk voordeel heeft door een snellere en efficiëntere voedselopname en groei. (Kater 2003) Bekend is al dat schelpdieren zich aan kunnen passen aan veranderend voedselaanbod (Iglesias et al., 1992), (Barillé et al., 2000), (Honkoop et al., 2003), maar niet of de Japanse oester daar ook beter of sneller in is dan mossels of kokkels.

1.2. Voedsel

Het voedsel van *C.edule*, *M.edulis* en *C.gigas* bestaat voornamelijk uit eencellige algen, fytoplankton en microfytobenthos van twee micrometer en groter. (Barillé et al., 2000), (Smaal en Zurburg, 1997) Om aan hun voedselbehoefte te kunnen voldoen moeten schelpdieren grote hoeveelheden water filtreren. Niet alles wat gefilterd wordt, is echter bruikbaar als voedsel. Het totaal van alle voedsel en niet-voedseldeeltjes wordt het seston genoemd. Het seston kan worden onderverdeeld in een totale massa aan zwevende stof, die een maat is voor de voedselkwantiteit en een organisch gehalte van deze zwevende stof, die een maat is voor de voedselkwaliteit. (Barillé et al., 1997) Met name in ondiepe omgevingen kan het seston erg variabel zijn in samenstelling en hoeveelheid, doordat wind en getij op de waterkolom inwerken.

1.3. Voedselopname

Schelpdieren voeden zich met behulp van hun kieuwen en palpen. Elk individu heeft twee paar kieuwen en twee paar palpen (zie figuur 1.2). Deze organen vormen als het ware de scheiding tussen het verteringskanaal en de voedselomgeving.



Figuur 1.2 De kieuwen en palpen van de Japanse oester

De belangrijkste taak van de kieuwen is het verzamelen en verwerken van voedseldeeltjes. Ciliën op de kieuwen produceren een waterstroompje, waardoor het water binnen de schelpen verplaatst en wordt vervangen door water buiten de schelpen. Van het verse water vangen de kieuwen de deeltjes en selecteren daar grof de eetbare deeltjes uit. Deze eetbare deeltjes worden naar de palpen getransporteerd en niet eetbare deeltjes worden uitgescheiden als pseudofaeces. (Honkoop et al., 2003)

De palpen vormen de belangrijkste plek voor sortering en verwerken het voedsel verder. Er vindt nogmaals selectie op deeltjes plaats. De niet bruikbare deeltjes worden uitgescheiden als pseudofaeces en de deeltjes bruikbaar voor opname worden verder het verteringskanaal ingestuurd. (Honkoop et al., 2003), (Drent et al., 2004) Doordat de dieren bij de deeltjesselectie bij voorkeur anorganisch in plaats van organisch materiaal via pseudofaeces uitscheiden, wordt selectief het organisch gehalte van het voedsel verrijkt. (Iglesias et al., 1992), (Payne et al., 1995), (Urrutia en Iglesias, 1997)

Er zijn verschillen in kieuw- en palpgrootte tussen verschillende soorten schelpdieren. Hawkins (1990) ontdekte dat de kieuwen van *M.edulis* relatief groter zijn dan die van *C.edule*, terwijl de palpen relatief even groot zijn.

Ook de snelheid waarmee water van deeltjes wordt ontdaan; de Clearance Rate, verschilt per schelpdiersoort en wordt met name gereguleerd door de beschikbaarheid en de samenstelling van het seston. Zo is de Clearance rate van oesters aanzienlijk hoger dan die van mossels en kokkels. (Hans, 2004)

1.4. Darmpassagetijd

De tijd dat de voedseldeeltjes in de darmen zitten alvorens ze worden uitgescheiden, wordt de darmpassagetijd genoemd. Er is nog niet zo veel vergelijkend onderzoek verricht naar de darmpassagetijd van kokkels, mossels en oesters.

De darmpassagetijd is afhankelijk van de totale voedselhoeveelheid en de eetbare fractie ervan. Om voldoende energie te krijgen uit kwalitatief arm voedsel, zal dat voedsel langer in de darmen moeten verblijven dan wanneer het gaat om voedsel van heel goede kwaliteit en dus hoge verteerbaarheid.

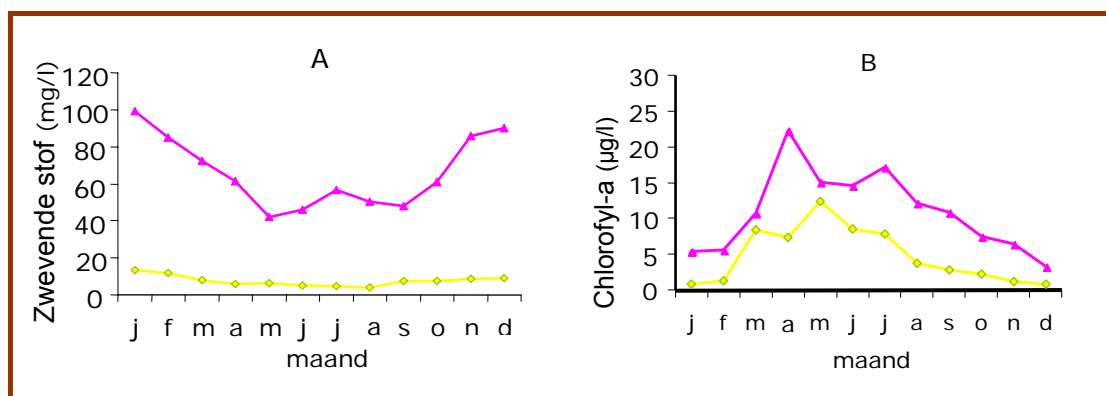
Tussen individuen van dezelfde soort is er variatie in darmpassagetijd. Volgens Hawkins (1990) is er meer variatie in darmpassagetijd bij grotere individuen dan bij kleine.

Tussen soorten onderling is er ook variatie in darmpassagetijd.

Hawkins (1998) vond dat de darmpassagetijd bij kokkels gemiddeld 2,5 keer zo lang is als bij mossels. Deze lange darmpassagetijd zou de ingegraven levende kokkel helpen om de maximale nutritionele winst van het bodemsediment-rijke seston te behalen. Deze bodemsedimenten bieden minder potentiaal voor selectie en hebben een lager organisch gehalte dan de meer algenrijke deeltjesmix die oesters en mossels tot zich krijgen. (Hawkins et al., 1998)

1.5. Verschillende omgevingsomstandigheden

Saliniteit, watertemperatuur, immersietijd, zwevende stof- en chlorofyl-a concentratie en het organisch gehalte van het voedsel kunnen per locatie erg afwijken. Zo leven schelpen in de Waddenzee over het algemeen in water dat veel troebeler en voedselrijker is dan dat in de Oosterschelde. De zwevende stof en chlorofyl-a concentratie (zie figuur 1.3) zijn het hele jaar door hoger in de Waddenzee dan in de Oosterschelde.



Figuur 1.3. Het gemiddelde verloop van de zwevende stof concentratie (A) en de chlorofyl-a

concentratie (B) tussen 1998 en 2003 in de Waddenzee ▲ en Oosterschelde ◆ (www.WaterBase.nl)

Ook op één locatie kunnen de omgevingsomstandigheden soms erg verschillen.

Uit figuur 1.5 blijkt al dat de chlorofyl-a en zwevende stof concentratie over de tijd heen fluctueren. Voor allebei de gebieden geldt dat de zwevende stof concentratie hoger is in de herfst en winter en de chlorofyl-a concentratie is het hoogst in de lente en zomer.

Vooraf in ondiepe wateren kunnen er grote verschillen zijn in hoeveelheid en samenstelling van de zwevende stof, doordat wind en getij op de waterkolom inwerken (Iglesias et al., 1992). De seston concentratie gaat omhoog bij harde stroming, storm en bijvoorbeeld bij baggerwerkzaamheden.

1.6. Adaptatie

Tussen locaties die verschillen in voedselmilieu zijn verschillen waarneembaar in de gemiddelde kieuw- en palpgrootte van schelpdieren (Wassenaar en Brett, 1990). De grootte van de kieuwen en palpen is gerelateerd aan de voedselkwantiteit en kwaliteit in de habitat. Om een zo groot mogelijke energiewinst te behalen zal er voor iedere omgeving een optimale grootte zijn van kieuwen en palpen. Zo is voor bijvoorbeeld *C.gigas* aangetoond (Barillé et al., 2000) dat voor een standaard oester (1gr droog lichaamsgewicht), het kieuwoppervlak 25 % groter is in de zone met lage turbiditeit, terwijl palp oppervlak 66% groter is in de zone met hoge turbiditeit.

In turbide omgevingen, waar de voedselkwantiteit hoog is, maar de voedselkwaliteit laag, hebben schelpdieren kleinere kieuwen en grotere palpen, dan op plekken met lage turbiditeit. Om voldoende deeltjes te vangen, hoeven de kieuwen in een turbide omgeving niet erg groot te zijn. Te grote kieuwen zouden hier zelfs teveel deeltjes kunnen verzamelen, waardoor er verstopping op zou kunnen treden. Aangezien de kwaliteit van het voedsel niet heel hoog is en er altijd gestreefd wordt naar een zo hoog mogelijk organisch gehalte van het voedsel, (Payne et al., 1995) worden er veel anorganische deeltjes met de pseudofaeces uitgescheiden. Omdat er veel op deeltjes gesorteerd moet worden, zijn de palpen relatief groot.

In een omgeving met lage turbiditeit, zijn grote kieuwen nodig om genoeg deeltjes te verzamelen om aan de voedselbehoefte te voldoen. De palpen zijn relatief klein aangezien er minder sortering van deeltjes hoeft plaats te vinden, doordat de voedselkwaliteit in een minder turbide omgeving relatief hoog is.

Om in te kunnen springen op veranderingen in het locale voedselmilieu, kunnen schelpdieren hun kieuwen en palpen in grootte aanpassen. Volgens Payne (1995) vergt deze adaptatie relatief lange perioden van blootstelling aan een bepaalde omstandigheid. Voor een aantal schelpdiersoorten is de adaptatie pas volledig na een maand of drie. (Brett en Wassenaar, 1990)

Een grotere variabiliteit in kieuw- en palpgrootte zou erop kunnen wijzen dat de soort beter kan reageren op veranderingen in zijn omgeving. *C.gigas* is vrij plastisch wat betreft de aanpassingen in kieuw en palpgroottes. (Honkoop et al., 2003) De organen kunnen van grootte veranderen zelfs in verschillend tempo, wat er toe leidt dat kieuw/palp ratio's veranderen. Het is niet bekend of deze veranderingen daadwerkelijk ook invloed hebben op de snelheid van voedselverzameling en de optimale efficiëntie ervan.

Een verhoogde hoeveelheid partikels, zou een prikkel kunnen zijn om kieuwen deels te resorberen. (Honkoop et al., 2003) Grote kieuwen kunnen onhandig zijn wanneer de energetische onderhoudskosten groter zijn dan de energetische opbrengst van de voedseldeeltjes die door de grote kieuwen worden verzameld. Bovendien kan een overschot aan deeltjes worden binnen gehaald, wanneer de kieuwen te groot zijn. Dit zou kunnen leiden tot een verstopping van de opname organen.

Een verlaagde seston concentratie zou een prikkel kunnen zijn om meer energie te steken in de groei en onderhoud van de kieuwen. Tevens blijft het voedsel langer in de darmen. Deze variabele darmpassagetijd, samen met de aanpassing van kieuwen en of palpen buffert het effect van de arme voedselcondities. (Scholten en Smaal, 1999).

1.7. Onderzoeksdoel

De inheemse *M.edulis* en *C.edule* en de in 1964 geïntroduceerde *C.gigas* zijn drie frequent voorkomende schelpdieren in de Waddenzee en Oosterschelde.

Het aantal Japanse oesters is explosief gestegen in de Nederlandse wateren sinds zijn introductie, terwijl in eerste instantie gedacht werd dat de Nederlandse wateren voortplanting

van de oesters niet toe zouden staan. De Japanse oesters settelen zich voornamelijk op hard substraat en gedijen ook goed op mosselbanken, met competitie om ruimte als gevolg.

Gezien de voedingswijze, voedselbronnen en clearance rate is ook voedselcompetitie tussen de drie soorten suspensie-etters erg waarschijnlijk. Bij deze interspecifieke competitie voor voedsel, heeft de oester mogelijk voordeel door een snellere en efficiëntere voedselopname en groei. Daarnaast hebben de Japanse oesters mogelijk een effect op de schelpdierpopulaties omdat zij de larven van deze schelpdieren affiltreren. (Kater, 2003)

Bekend was al dat de aanwezigheid van mossels op kleine schaal al leidt tot minder voedsel in de magen en verminderde groei van kokkels (Kamermans, 1993). Mogelijk heeft de aanwezigheid van Japanse oesters dat zelfde effect op zowel mossels als kokkels.

In dit onderzoek wordt de aanpassing van kieuwen en palpen van *M.edulis*, *C.edule* en *C.gigas* aan een verminderd voedselaanbod vergeleken. Exemplaren van alle drie de soorten worden verplaatst van de Waddenzee, met een hoog zwevende stof gehalte, naar een bassin gevuld met water van de Oosterschelde met een laag gehalte zwevende stof. Er wordt gekeken naar de relatieve palp- en kieuwmasse, de kieuw/palp ratio, de darmassage tijd en conditie van de dieren. Ter vergelijking worden op drie tijdstippen de kieuwen en palpen van dieren uit de Waddenzee en uit de Oosterschelde onderzocht. Gedurende het onderzoek worden de omgevingsvariabelen watertemperatuur, zwevende stof, organisch gehalte van de zwevende stof en de chlorofyl-a concentratie in de Waddenzee en Oosterschelde bepaald.

Zouden oesters ook zo succesvol zijn door hoge aanpassingscapaciteit en aanpassingsnelheid aan veranderend voedselaanbod?

Of zijn juist de inheemse kokkel en mossel beter in aanpassen aan een veranderd voedselaanbod? Dit leidt tot de hoofdvraag van het onderzoek:

"Is er verschil in aanpassing van kieuwen en palpen van de drie soorten bij veranderend voedselaanbod?"

Verwacht wordt dat de dieren hun kieuwen en palpen aan zullen passen aan de nieuwe omgeving. Om voldoende deeltjes te kunnen vangen in hun nieuwe omgeving, met een lagere zwevende stof concentratie zullen de kieuwen in grootte toenemen. De grootte van de palpen, zal afnemen wanneer het organisch gehalte van de zwevende stof toeneemt.

Gezien het grote succes van de Japanse oester in de Nederlandse wateren, is het waarschijnlijk dat deze zich goed en snel kan aanpassen aan een veranderd voedselaanbod. Beter misschien nog dan de mossel en de kokkel.

2. Materiaal en Methoden

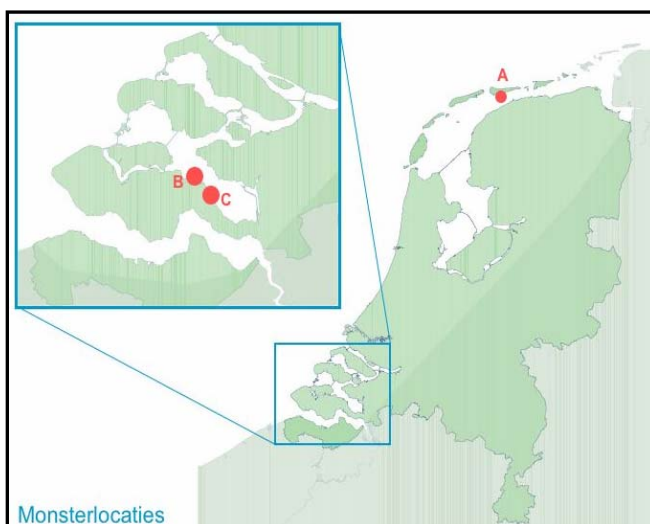
2.1. Introductie

Dit onderzoek is uitgevoerd in de periode 28-07 2004 tot 01-02 2005 aan het RIVO te Yerseke. Het onderzoek bestaat uit drie delen, die in dit hoofdstuk besproken zullen worden:

- Een transplantatie-experiment,
- Veldcontrole,
- Onderzoek naar omgevingsvariabelen.

2.2. Transplantatie-experiment

Vanuit de Waddenzee, aan de zuidwestkant van Ameland (zie figuur 2.1) zijn 100 exemplaren *Mytilus edulis* en *Crassostrea gigas* en 200 exemplaren van *Cerastoderma edule* getransplanteerd naar een omgeving met lager gehalte aan zwevende stof. Deze omgeving; een bassin van 115 kubieke meters bij het RIVO-gebouw in Yerseke, wordt gevoed met water uit de Oosterschelde.



De getransplanteerde dieren kwamen van ongeveer dezelfde hoogteligging in de getijdenzone en waren voor zover mogelijk van ongeveer de zelfde grootte. De mosselen tussen de 5,0 en 6,5 cm., de oesters tussen de 8,0 en 14,0 cm. en de kokkels tussen de 2,5 en 3,5 cm. in lengte.

Figuur 2.1. Landkaart met de monsterlocaties
A Ameland, **B** Wemeldinge-Oudesluisen, **C** Yerseke

Om een aanpassing van kieuwen en palpen van de dieren in het bassin te bestuderen zijn een aantal dieren van elke soort onderzocht direct na de transplantatie en vervolgens om de ca. twee weken. De **relatieve kieuwmassa**, **relatieve palpmassa**, de **kieuw/palp ratio**, de **darmassage tijd** en de **conditie** van de dieren is hierbij bepaald. Het aantal onderzochte dieren en de datum van onderzoek staan vermeld in tabel 2.1.

Tabel 2.1. Monsteraantallen en data

Datum	aantal monsters <i>C. edule</i>	aantal monsters <i>M. edulis</i>	aantal monsters <i>C. gigas</i>
30-08 2004	10	10	10
13-09 2004	10	10	10

25-09 2004	10	10	10
19-10 2004	10	10	10
03-11 2004	14	14	14
22-11 2004	14	14	14
15-12 2004	14	10	10

Bepaling relatieve kieuw- en palpmassa en kieuw/palp ratio

Om de relatieve kieuw- en palpmassa en de kieuw/palp ratio te bepalen zijn de volgende handelingen verricht:

De schelpdieren werden zorgvuldig opengemaakt en ontleed met behulp van scalpel en pincet. De kieuwen, palpen en de rest van het lichaam zijn afzonderlijk van elkaar geprepareerd en in aparte porseleinen kroesjes gelegd. De gevulde kroesjes werden met een balans tot op 0.01 mg nauwkeurig gewogen en vervolgens minstens twee dagen in de droogstoof bij 70 graden Celsius geplaatst. De drooggewichten werden bepaald door de gewichten van de kroesjes voor en na het drogen van elkaar af te trekken. Om het asvrij drooggewicht te verkrijgen werden de kroesjes vier uur lang in een verassingsoven geplaatst bij 520 graden Celsius. Nadat de kroesjes tot kamertemperatuur afgekoeld waren in een exsiccator, werden zij gewogen en werd het asvrij drooggewicht bepaald door de gewichten voor en na verassing van elkaar af te trekken.

De relatieve kieuwmassa werd bepaald door het asvrij drooggewicht van de kieuwen te delen door het totale asvrij drooggewicht van alle zachte lichaamsdelen.

De relatieve palpmassa werd bepaald door het asvrij drooggewicht van de palpen te delen door het totale asvrij drooggewicht van alle zachte delen.

De kieuw/palp ratio werd verkregen door het asvrij drooggewicht van de kieuwen te delen door dat van de palpen.

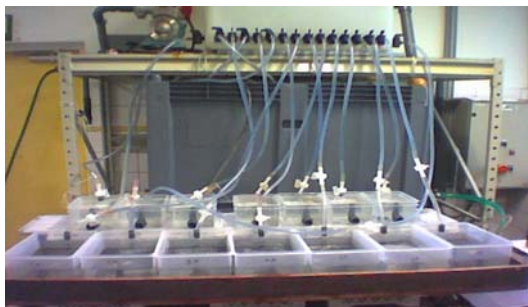
Bepaling conditie

Om een verandering in de conditie van de dieren te kunnen ontdekken werd een conditie-index opgesteld. Van alle ontlede schelpdieren zijn van de schelpen de lengte, breedte en hoogte in 0,01 mm nauwkeurig gemeten. De conditie-index van de mossels en kokkels werd bepaald door het totale asvrij drooggewicht te delen door de schelpenlengte en vervolgens met 100 te vermenigvuldigen. De conditie-index van de oesters werd bepaald door het totale asvrij drooggewicht te delen door het inwendige volume van de schelpen en vervolgens met 100 te vermenigvuldigen. Oesters zijn in tegenstelling tot mossels en kokkels onregelmatig gevormde schelpdieren. Door deze grilligheid kunnen de schelpen per individu erg verschillen in breedte, lengte, hoogte en dikte. Een lengtemaat geeft dan veel minder informatie over de ware grootte van de schelp, vandaar dat er voor de bepaling van de conditie-index gebruik is gemaakt van het inwendige schelpvolume. Het inwendig volume van de oesterschelpen is verkregen door de schelpen te vullen met zachte klei en vervolgens deze klei in een bekersglas gevuld met water te stoppen. De volumeverandering in het bekersglas is dan een maat voor het inwendig volume voor de schelpen.

Bepaling darmpassagetijd

Parallel aan iedere ontleedsessie (telkens ca. een week later dan een ontleedsessie) is tevens op een simpele manier de darmpassage tijd van zeven individuen van elke soort gemeten. Na twee uur acclimatiseren in een doorstroomopstelling met meerdere bakken (zie figuur 2.2), is aan de bakken een oplossing van norit in zeewater toegevoegd. Vanaf dit tijdstip, t_0 , is om de ongeveer tien minuten gekeken naar de faeces van de dieren totdat de faeces zwart werden.

De tijd in minuten tussen inname en uitscheiding van de norit, is de darmpassagetijd. De doorstroomopstelling werd gevoed met water uit het RIVO-bassin.



Figuur 2.2. De doorstroomopstelling voor de darmpassage tijd bepaling

2.3. Veldcontrole

Naast het onderzoek naar de kieuwen en palpen van de getransplanteerde dieren, is er ook onderzoek gedaan naar de relatieve kieuw- en palpmassa, de kieuw/palp ratio, de darmpassage tijd en de conditie van individuen uit de Waddenzee en uit de Oosterschelde. Er is vergeleken of deze fysieke parameters per locatie verschilden en hoe zij zich in de loop van de onderzoeksperiode gedroegen.

Ook zijn de bij de veldcontrole verkregen data vergeleken met de data uit het transplantatie-experiment, om te zien of de dieren in het bassin zich daadwerkelijk hebben aangepast aan hun nieuwe leefmilieu.

Veldcontrole Waddenzee

Om te onderzoeken of de getransplanteerde schelpdieren in het bassin zich anders hebben ontwikkeld dan dieren in het veld op de plaats van oorsprong, zijn gedurende het onderzoek op twee extra tijdstippen een aantal dieren van die plaats verzameld. Binnen drie dagen na verzamelen zijn van deze Waddenzeedieren de relatieve kieuw- en palpmassa, de kieuw/palp ratio, de darmpassage tijd en de conditie bepaald. In de korte tussentijd lagen zij in het bassin van het RIVO. Bovenstaande bepalingen van de fysieke parameters werden op dezelfde wijze uitgevoerd als bij het transplantatie-experiment staat beschreven.

Tabel 2.2 geeft de aantallen individuen van elke soort en de tijdstippen van onderzoek weer. De op het eerste tijdstip bemonsterde dieren zijn dezelfde als die bij aanvang van het transplantatie-experiment.

Tabel 2.2. Monsteraantallen en data van de Waddenzee veldcontrole

Datum	aantal monsters <i>C. edule</i>	aantal monsters <i>M. edulis</i>	aantal monsters <i>C. gigas</i>
30-08 2004	10	10	10
14-10 2004	10	10	10
08-12 2004	14	10	10

Veldcontrole Oosterschelde

Om te kijken of de kieuwen en palpen van oesters, mossels en kokkels uit de Waddenzee en die van de naar het bassin getransplanteerde dieren verschilden met die van dieren uit de Oosterschelde zijn op dezelfde wijze op drie tijdstippen de fysieke parameters bepaald. De

hierbij onderzochte mossels en oesters werden verzameld bij Wemeldinge/Oude Sluizen en de kokkels bij het strandje van Yerseke. (zie figuur 2.1)

Er is getracht dieren te verzamelen die in dezelfde grootte-orde en dezelfde hoogteligging in de getijdenzone lagen als de onderzochte dieren uit de Waddenzee. Tabel 2.3 geeft het onderzochte aantal individuen van elke soort en de tijdstippen van onderzoek weer.

Tabel 2.3. Monsteraantallen en data van de Oosterschelde veldcontrole

Datum	aantal monsters <i>C. edule</i>	aantal monsters <i>M. edulis</i>	aantal monsters <i>C. gigas</i>
18-08 2004	20	20	20
27-09 2004	10	10	11
30-11 2004	14	14	14

2.4. Omgevingsvariabelen

Om de effecten van omgevingsvariabelen op de gemeten fysieke parameters te toetsen, zijn tijdens dit onderzoek in de Waddenzee en Oosterschelde de volgende omgevingsvariabelen bepaald: zwevende stof en organisch gehalte van zwevende stof, chlorofyl-a en temperatuur. Tevens is er gekeken naar de onderlinge effecten van deze omgevingsvariabelen.

Op verschillende tijdstippen zijn watermonsters verzameld uit de Waddenzee en Oosterschelde. Er zijn per tijdstip vier watermonsters genomen van ongeveer 250 ml uit de Waddenzee en van 1000 ml uit de Oosterschelde. Ook uit het bassin zijn om de ongeveer twee weken 4 watermonsters genomen van 1000 ml. De exacte tijdstippen van monsternamen staan vermeld in tabel 2.4. Telkens zijn twee van de vier watermonsters gebruikt voor de bepaling van het chlorofyl-a gehalte. De andere twee watermonsters zijn gebruikt voor de bepaling van zwevende stof en organisch gehalte van zwevende stof.

Tabel 2.4 tijdstippen van monsternamen

datum	locatie
25-08 2004	Bassin
27-08 2004	Waddenzee
08-09 2004	Bassin
27-09 2004	Bassin
14-10 2004	Waddenzee
14-10 2004	Bassin
18-10 2004	Oosterschelde
05-11 2004	Bassin
22-11 2004	Bassin
29-11 2004	Oosterschelde
07-12 2004	Waddenzee
15-12 2004	Bassin

Voorbehandeling glasfilters

Op het laboratorium van het RIVO werden de monsters geanalyseerd op chlorofyl-a concentratie, zwevende stof concentratie en organisch stof gehalte van de zwevende stof.

Alvorens deze bepalingen uit te voeren werden reeds enkele dagen voor de monsternamen de benodigde glasfilters voorbehandeld. Bij deze voorbehandeling werden de filters twee uur in demiwater gespoeld. Vervolgens werden ze een dag in de droogstoof bij 80 graden Celsius gedroogd en daarna twee uur uitgedroogd in de verassingsoven bij 520 graden Celsius. Hierna werden de filters bewaard in de droogstoof bij 80 graden Celsius, tot het moment dat de watermonsters geanalyseerd werden.

Bepaling zwevende stof

Voor de bepaling van de zwevende stof concentratie werden de voorbehandelde filters tien minuten in de exsiccator geplaatst, waarna ze in een balans gewogen werden tot vijf decimalen achter de komma. De filters werden daarna in gemerkte schaaltes gelegd. De bepaling werd in duplo uitgevoerd.

Het exacte volume van de watermonsters werd bepaald met behulp van een maatcilinder en vervolgens werden de monsters over de voorbehandelde glasfilters gefiltreerd. Er werd ruim (ca. 20 ml.) nagespoeld met ammoniumformiaat (HCO_2NH_4). De filters werden in gemerkte schaaltes teruggeplaatst zodat duidelijk was welk monster bij welk filter hoorde.

De schaaltes met filters werden twee dagen in de stoof gedroogd en vervolgens werden de filters gewogen na tien minuten afkoelen in de exsiccator. Door van dit verkregen gewicht het gewicht van het losse filter af te trekken, werd het drooggewicht van het monster verkregen. Het gehalte in zwevende stof is gelijk aan het drooggewicht van het monster, wanneer het volume van dat watermonster oorspronkelijk 1000 ml was. Als het volume van het oorspronkelijke watermonster niet 1000 ml was, moest er een kleine omrekening naar dit volume toe geschieden.

Bepaling organisch gehalte

Voor de bepaling van het organisch gehalte van de zwevende stof werden dezelfde monsters gebruikt als voor de bepaling van zwevende stof. Er vond alleen een extra handeling plaats. Na de bepaling van het drooggewicht werden de monsters namelijk nog vier uur verast in de verassingsoven bij 450 graden Celsius. Na afkoeling van de monsters in de droogstoof werden zij tien minuten in de exsiccator geplaatst. Hierna werden zij gewogen. Door van dit verkregen gewicht het losse filtergewicht af te trekken, werd het asvrij drooggewicht verkregen. Het organisch gehalte van de zwevende stof van het monster werd berekend door het asvrij drooggewicht te delen door de zwevende stof concentratie en vervolgens te vermenigvuldigen met 100.

Bepaling chlorofyl-a gehalte

De watermonsters werden, na bepaling van het exacte volume met behulp van een maatcilinder, over de voorbehandelde glasfilters gefiltreerd. Vervolgens werden de filters in glazen flesjes van 25 ml gestopt. Hier werd onder de zuurkast met een maatpipet 20ml 90% aceton aan toegevoegd. Tevens werd hiermee als blanco een leeg glazen flesje gevuld. De flesjes werden zo snel mogelijk gemarkeerd en afgesloten met parafilm in de koelkast geplaatst.

Na ongeveer 24 uur werd de fluorescentiemeter in gereedheid gebracht. De flesjes werden uit de koelkast gehaald en goed geschud met een schudder. Na verwijdering van de filters werden de afgesloten flesjes 10 minuten gecentrifugeerd op 90% van de maximumsnelheid. Van ieder watermonster werd ongeveer 10 ml in een kleiner potje gedaan. Deze werd vier keer door de fluorescentiemeter gehaald en om een nauwkeurig gemiddelde extinctiewaarde (ext.1.) te verkrijgen werd het gemiddelde genomen van de laatste drie metingen.

Hierna werd aan ieder potje een druppel 6 molair HCL-oplossing toegevoegd om het chlorofyl a te breken. Vervolgens werd deze oplossing ook vier maal door de fluorescentie-meter gehaald. Ook hierbij werd de gemiddelde extinctie-waarde (ext.2.) verkregen uit het gemiddelde van de laatste drie metingen.

Om het chlorofyl-a gehalte te krijgen in microgram per liter, moest er een omrekening plaats vinden met de volgende formule:

$$\text{Chlorofyl-a gehalte} = ((\text{ext.1.} - (9/10 * \text{ext.2.})) / 0,3509) / (\text{oorspronkelijk monstervolume} / 20,38)$$

In microgram/ liter

Bepaling temperatuur

Het bepalen van de watertemperatuur in het bassin in graden Celsius, geschiedde met behulp van een thermometer die vanaf eind oktober vrijwel dagelijks twee minuten in het bassin werd gehangen.

De temperatuurgegevens van de Waddenzee zijn in dit onderzoek niet zelf bepaald, maar zijn van de website van Waterbase afkomstig.

2.5. Data-analyse

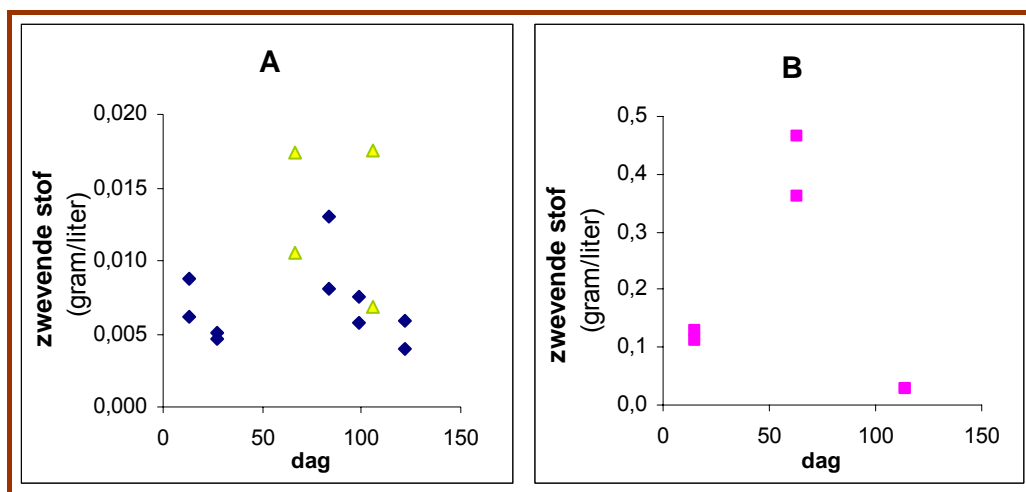
Alle statistische analyses zijn uitgevoerd met Systat 11. "ANOVA" is gebruikt om verbanden tussen twee tijdstippen of locaties te achterhalen. "Lineaire regressie" is gebruikt om een verband te vinden tussen één paar variabelen en "GLM; General Linear Models" om verbanden

tussen meerdere tijdstippen en locaties aan te tonen. Grafieken en tabellen werden gemaakt met Microsoft Office Excel 2003.

3. Resultaten

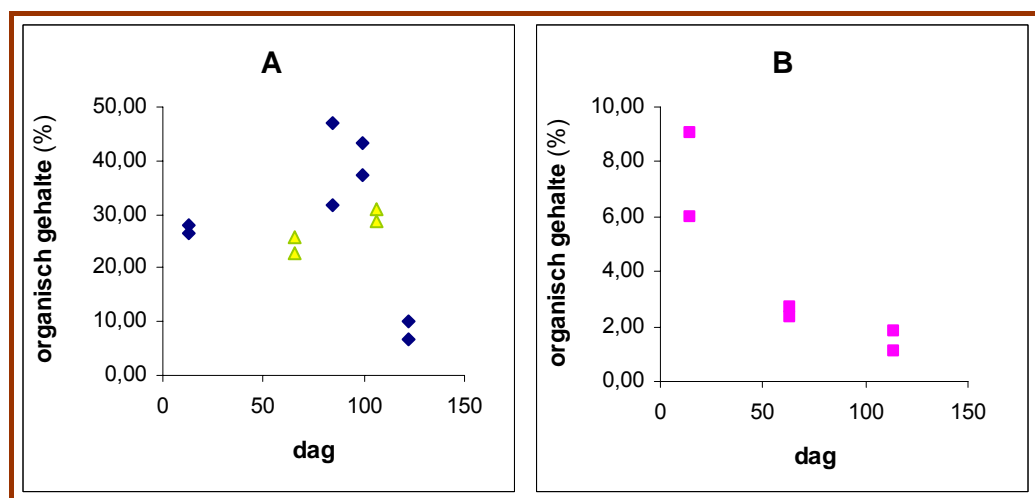
3.1. Verschil tussen Waddenzee en Oosterschelde

Gedurende de onderzoeksperiode was de zwevende stof concentratie (zie figuur 3.2) in de Waddenzee hoger dan in de Oosterschelde en het bassin. De zwevende stof concentratie vertoont geen duidelijke trend over de tijd en lijkt in de Oosterschelde net iets hoger te zijn dan in het bassin.



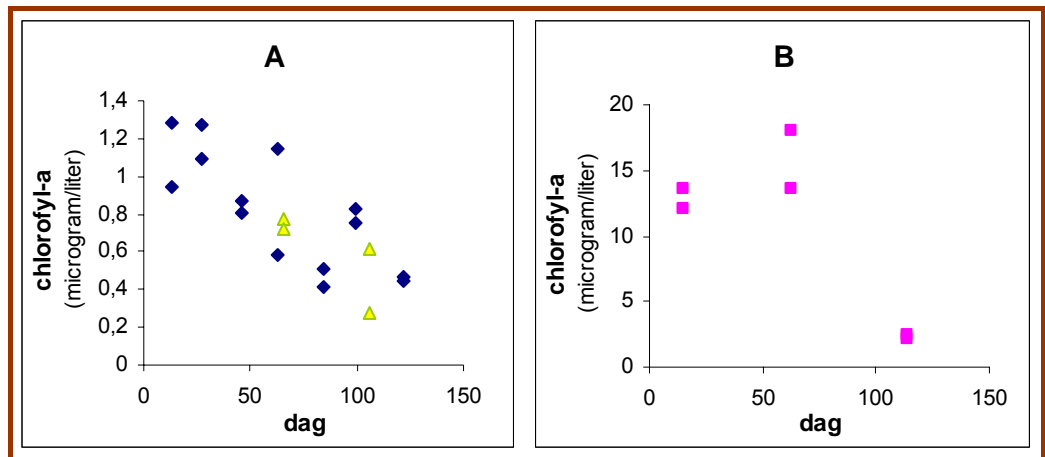
Figuur 3.2. De zwevende stof concentratie in A : Oosterschelde (Δ) en bassin (\blacklozen) en in B : de Waddenzee (\blacksquare) gedurende de loop van het onderzoek.

Het organisch gehalte (zie figuur 3.3) van de zwevende stof in het bassin en de Oosterschelde ligt een stuk hoger dan dat in de Waddenzee. Het organisch gehalte van de zwevende stof in het bassin komt redelijk overeen, of is misschien net iets hoger dan dat in de Oosterschelde. In de Waddenzee neemt het organisch gehalte af in de loop der tijd. Er is geen duidelijke trend waarneembaar voor de Oosterschelde en bassin.



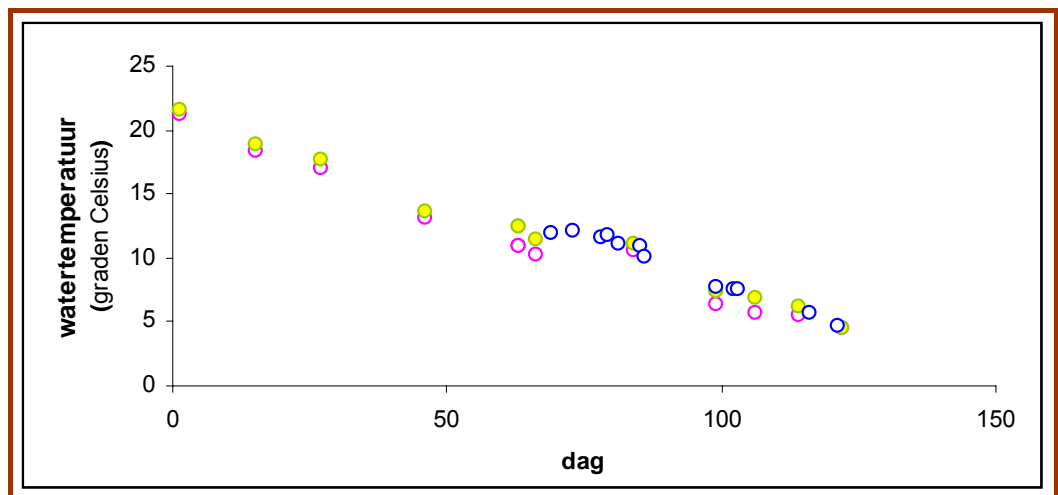
Figuur 3.3. Het organisch gehalte van de zwevende stof in A : Oosterschelde (Δ) en bassin (\blacklozen) en in B : de Waddenzee (\blacksquare) gedurende de loop van het onderzoek.

De chlorofyl-a concentratie (zie figuur 3.4) in de Waddenzee ligt veel hoger dan die in de Oosterschelde en het bassin. De waarde voor het bassin en de Oosterschelde liggen in dezelfde orde grootte en volgen een afnemende trend in de tijd. Ook in de Waddenzee is de chlorofyl-a concentratie aan het eind van het onderzoek een stuk lager dan aan het begin.



Figuur 3.4. De chlorofyl-a concentratie in A: het bassin (◆) en de Oosterschelde (△) en in (B) de Waddenzee (■) gedurende de loop van het onderzoek.

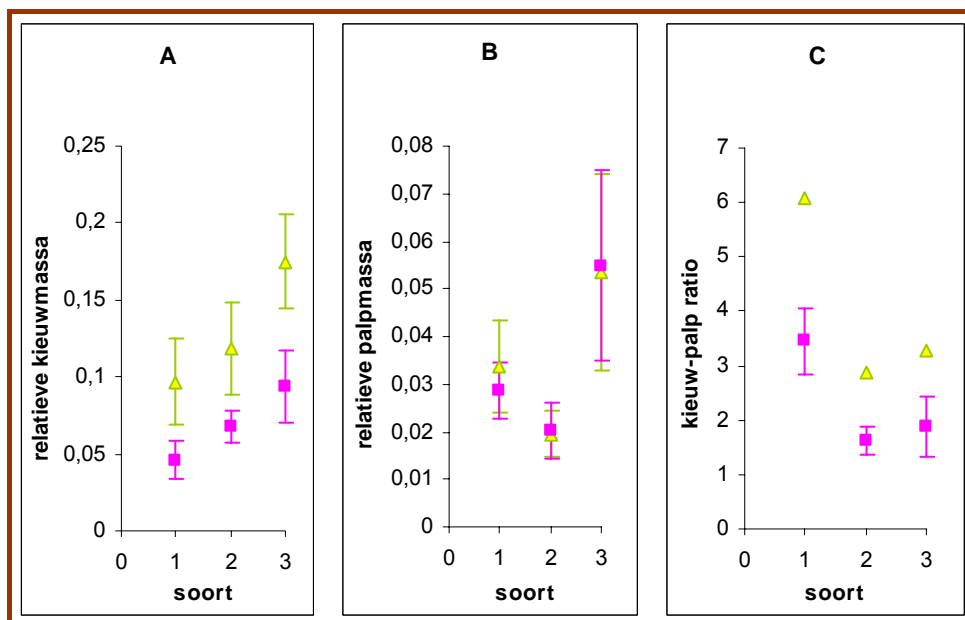
De watertemperatuur (zie figuur 3.5) neemt op alle drie de locaties duidelijk af over de tijd. De temperatuur van het Oosterscheldewater en het water van het bassin liggen op één lijn. Het water van de Waddenzee verschilt over het algemeen net iets in temperatuur met dat van de Oosterschelde en het bassin.



Figuur 3.5. De temperatuur van het water van bassin ○, Oosterschelde ● en Waddenzee ● gedurende de loop van het onderzoek.

3.2. Verschil in fysieke parameters tussen dieren uit de Oosterschelde en Waddenzee

Bij de eerste veldmetingen zijn er verschillen tussen de fysieke parameters van dieren uit de Waddenzee en Oosterschelde geconstateerd.



Figuur 3.6. De gemiddelde relatieve kieuwmasa (A), relatieve palpmasa (B) en kieuw/palp ratio (C) met standaarddeviatie van (1) *M.edulis*, (2) *C.edule* en (3) *C.gigas* bij de eerste Oosterschelde (Δ) en Waddenzee (■) veldcontrole.

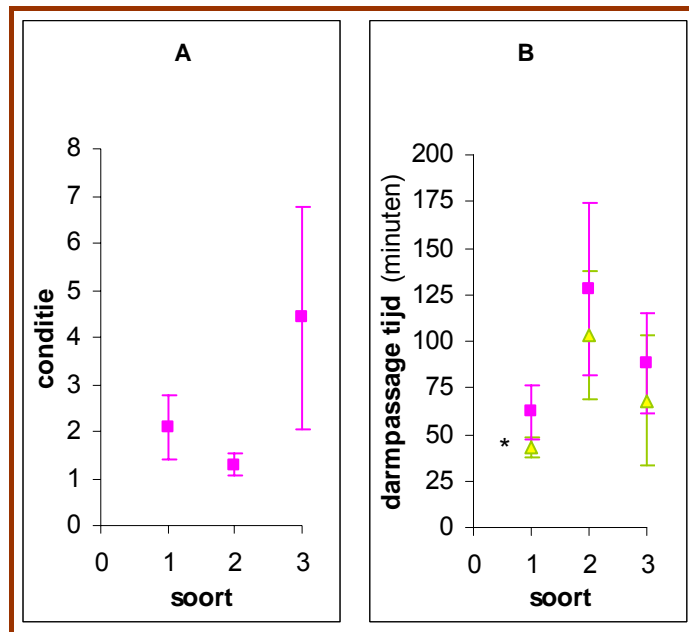
In de Oosterschelde is de relatieve kieuwmasa (figuur 3.6 A) van *M.edulis*, *C.edule* en *C.gigas* significant hoger dan in de Waddenzee (ANOVA $p < 0,05$) en voor beide locaties geldt dat de gemiddelde relatieve kieuwmasa van de kokkels hoger ligt dan die van de mossels, maar lager dan die van de oesters.

De relatieve palpmasa (figuur 3.6 B) van de drie soorten uit de Waddenzee verschilt niet significant met de relatieve palpmasa van de dieren uit de Oosterschelde (ANOVA $p > 0,1$). Voor beide locaties is de relatieve palpmasa het hoogst bij de oesters, gevolgd door die van de mossels en daarna die van de kokkels.

De gemiddelde kieuw/palp ratio (figuur 3.6 C) van dieren uit de Oosterschelde ligt hoger dan die voor dieren uit de Waddenzee. Voor beide locaties geldt dat kokkels een hogere kieuw/palp ratio hebben dan mossels en oesters.

De standaarddeviatie bij de dieren uit de Oosterschelde ontbreekt in de figuur, aangezien de gegevens daarvoor tijdens de dataverwerking verloren zijn gegaan.

De conditie (figuur 3.7 A) van de dieren bij de eerste veldcontrole van de Oosterschelde is niet bepaald en is daarom niet in de grafiek uitgezet. Kokkels hebben een lagere waarde in de conditie-index dan mossels en hebben tevens een kleinere standaarddeviatie. De conditiewaarde van oesters is op een andere wijze bepaald (zie ook materiaal en methoden) en valt daardoor niet te vergelijken met die van mossels en kokkels. Voor de tweede en derde veldcontrole geldt dat de dieren in de Waddenzee een significant hogere conditie hebben dan die in de Oosterschelde (ANOVA $p < 0,05$).



Figuur 3.7. De gemiddelde conditie (A) en darmpassagetijd (B) met standaarddeviatie voor (1) *M.edulis*, (2) *C.edule* en (3) *C.gigas* bij de eerste Oosterschelde (Δ) en Waddenzee (■) veldcontrole.
* =significant verschil (ANOVA $p < 0,05$)

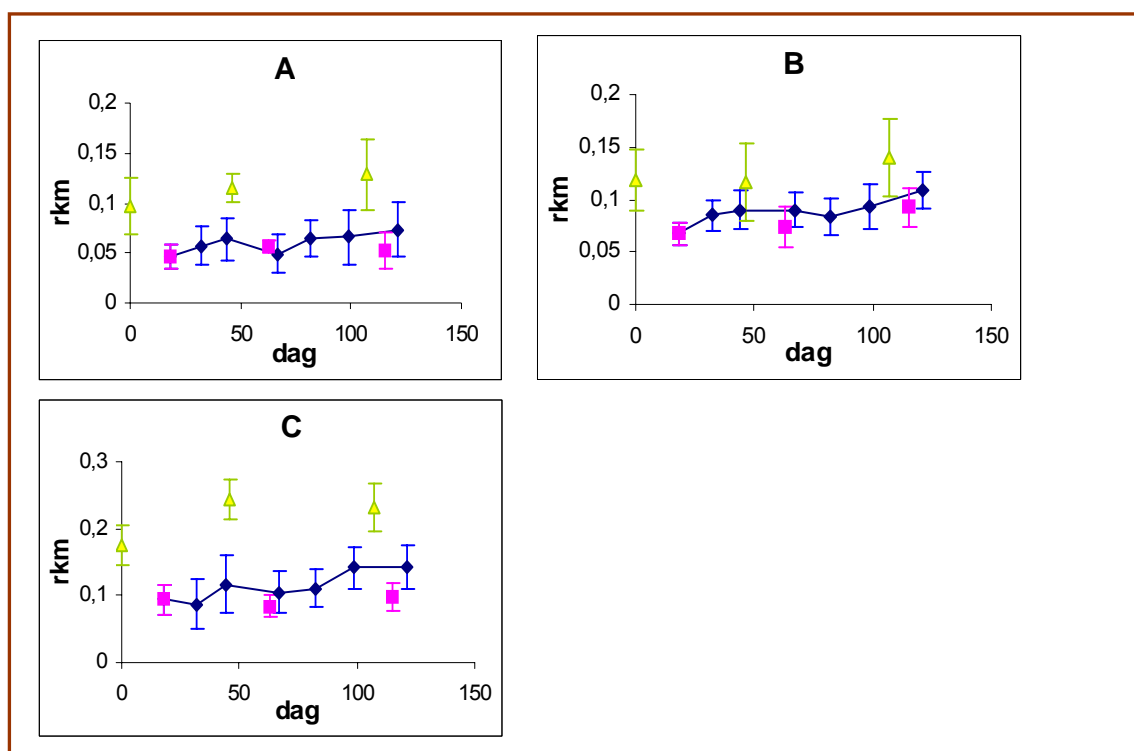
In tegenstelling tot de gemiddelde darmpassagetijd van kokkels en oesters (figuur 3.7 B), verschilt de darmpassagetijd van de mossels significant tussen de locaties (ANOVA $p < 0,05$). Voor beide locaties geldt dat kokkels gemiddeld de hoogste darmpassagetijd hebben. Mossels hebben de laagste darmpassagetijd en tevens de laagst bijbehorende standaarddeviatie.

Al met al zijn er dus duidelijke verschillen in fysieke parameters tussen de diersoorten van beide locaties en kan er, wanneer de omgevingsvariabelen tussen de twee locaties verschillen, gerechtvaardigd een transplantatie-experiment uitgevoerd worden.

3.3. Aanpassing aan het bassin

De relatieve kieuwmasa (zie figuur 3.8) van de drie diersoorten lijkt zich gedurende het onderzoek te hebben veranderd. Niet alleen in het bassin, maar ook in het veld zijn veranderingen in relatieve kieuwmasa waarneembaar. Over het gehele tijdsbestek liggen de relatieve kieuwmasa's van de dieren uit de Oosterschelde hoger dan die van de Waddenzeedieren. In het bassin zijn voor alle drie de soorten over de tijd de relatieve kieuwmasa's significant veranderd. (GLM, $p < 0,05$) Die verandering volgt een lineaire opwaartse trend over de tijd. Bij de veldcontrole-dieren uit de Waddenzee, volgen alleen kokkels deze trend (GLM, $p < 0,05$). In de Oosterschelde daarentegen zijn de relatieve kieuwmasa van mossels en oesters significant veranderd (GLM, $p < 0,05$) in de loop van het onderzoek.

In tegenstelling tot de relatieve kieuwmasa, vertoonde de relatieve palpmassa van de drie soorten in het bassin en in het veld geen duidelijke verandering over de tijd. Ook de kieuw/palp ratio van de dieren veranderde niet significant, of veranderde enkel door de invloed van de veranderde relatieve kieuwmasa.

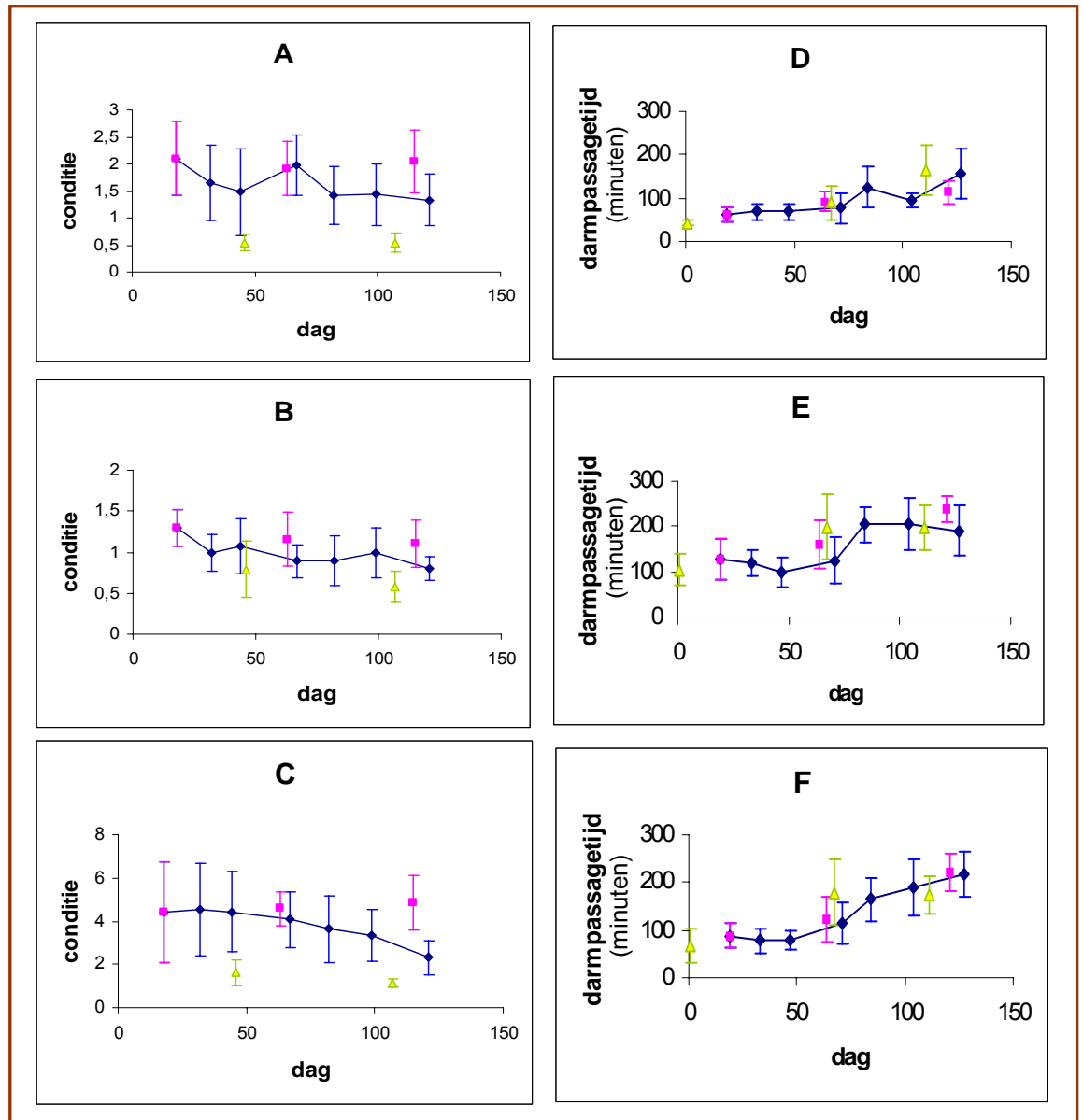


Figuur 3.8. De gemiddelde relatieve kieuwmasa (rkm) met standaarddeviatie over de tijd voor (A) *M. edulis*, (B) *C. edule* en (C) *C. gigas* in (◆) Bassin, (■) Waddenzee en (△) Oosterschelde

De conditie (zie figuur 3.9 A, B en C) van de drie soorten veranderde over de tijd op beide veldlocaties niet significant (ANOVA, $p > 0,05$). In het bassin daarentegen veranderde de conditie bij alle drie de soorten. Deze verandering in conditie volgde een significant lineaire (GLM, $p < 0,05$) neerwaartse trend over de tijd.

De gemiddelde darmpassagetijd (zie figuur 3.9 D, E, F) neemt voor alle drie de soorten van iedere locatie toe met de tijd. Alle toenames volgen een lineaire trend. Alleen de darmpassagetijd van de kokkels uit het bassin is bij het laatste meetpunt niet significant veranderd (ANOVA, $p > 0,1$) ten opzichte van het eerste meetpunt. Met name het aantal

kokkels en oesters dat zwarte uitwerpselen krijgt binnen 4 uur na opname (zie tabel 3.1) werd in de loop der tijd kleiner.



Figuur 3.9. De gemiddelde conditie en standaarddeviatie over de tijd voor (A) *M. edulis*, (B) *C. edule* en (C) *C. gigas* en de gemiddelde darmpassagetijd met standaarddeviatie voor (D) *M. edulis*, (E) *C. edule* en (F) *C. gigas* in (◆) Bassin, (■) Waddenzee en (△) Oosterschelde

Tabel 3.1. Het aantal en de herkomst van de dieren dat zwarte uitwerpselen uitscheidt binnen 4 uur na opname van de norit. Bij N = 7.

dag	herkomst	mossels	kokkels	oesters
0	Oosterschelde	7	7	7
18	Waddenzee	7	7	7
33	Bassin	7	7	7
47	Bassin	7	7	7
64	Waddenzee	7	6	6
67	Oosterschelde	7	7	7
71	Bassin	6	7	7
84	Bassin	7	6	6
104	Bassin	7	7	7
111	Oosterschelde	7	5	5
121	Waddenzee	7	3	4
127	Bassin	6	2	4

Tussen het eerste en laatste meetpunt van dieren uit het bassin heeft een sterke afname in totale lichaamsmassa plaatsgevonden. Deze verandering in het totale lichaamsgewicht bracht een al dan niet significante verandering in relatieve kieuw- en palpmassa, kieuw/palp ratio en conditie met zich mee (zie tabel 3.2).

Tabel 3.2. De verandering in totale massa en de fysieke parameters van *M.edulis*, *C.edule* en *C.gigas* in het bassin tussen het eerste en laatste meetpunt in procenten.

Een negatieve waarde behelst een afname in die parameter en een positieve waarde een toename.

	totale massa	relatieve kieuwmassa	relatieve palpmassa	kieuw/palp ratio	conditie	darmpassage tijd
kokkels	-37%	37%	25%	15%	-39%	50%
mossels	-39%	37%	18%	24%	-36%	147%
oesters	-40%	34%	3%	30%	-48%	153%

De totale massa is opgebouwd uit de massa van de kieuwen, de palpen en de rest van het lichaam. De verandering in totale massa tussen het eerste en laatste bassinpunt is gepaard gegaan met een verandering in kieuw-, palp- en restmassa (zie tabel 3.3). De afname van het totale lichaamsgewicht zit vooral in de afname van de restmassa. De kieuwmassa veranderde het minste en is bij de oesters zelfs licht toegenomen.

Tabel 3.3. De verandering in kieuw-, palp- en restmassa van *M.edulis*, *C.edule* en *C.gigas* als percentage van de totale lichaamsgewicht afname tussen het eerste en laatste meetpunt in het bassin.

	kokkels	mossels	oesters
kieuwmassa	-0,12%	-0,73%	0,18%
palpmassa	-0,86%	-1,84%	-2,97%
restmassa	-99,03%	-97,43%	-97,21%

3.4. Effecten van omgevingsvariabelen

De bij het transplantatie-experiment getransplanteerde dieren van de Waddenzee naar het bassin worden daar blootgesteld aan voor hen gewijzigde omgevingsvariabelen.

Er zijn voor het bassin significante relaties (GLM, $p < 0,05$) gevonden tussen “tijd en temperatuur”, “tijd en chlorofyl-a” en “temperatuur en chlorofyl-a”. (zie tabel 3.4)

Tabel 3.4. p-waarden uit GLM van de omgevingsvariabelen in het bassin uitgezet tegen elkaar ,
Blauwe waarden zijn significant bij een significantiegrens van $p = 0,05$

	Organisch gehalte	temperatuur	zwevende stof	chlorofyl-a
organisch gehalte	x			
temperatuur	0,775	x		
zwevende stof	0,287	0,889	x	
chlorofyl-a	0,798	0,022	0,544	x
tijd	0,766	0,000	0,889	0,011

Tijd, temperatuur en chlorofyl-a concentratie zijn drie sterk geïntercorreleerde omgevingsvariabelen in het bassin en hebben een grote invloed op de fysieke parameters van de dieren in het bassin (zie tabel 3.5). Organisch gehalte en zwevende stof lijken voornamelijk een effect gehad te hebben op de kieuwen en palpen van kokkels en op de kieuw/palp ratio van oesters. De kieuw/palp ratio van oesters is niet veranderd terwijl zowel de relatieve kieuw- als palpmassa zijn veranderd door temperatuur, tijd en chlorofyl-a.

Tabel 3.5. Lineaire regressie tussen de fysieke parameters van *M.edulis*, *C.edule* en *C.gigas* in het bassin en de omgevingsvariabelen in het bassin.

s geeft een significante relatie aan $p < 0,05$, **bs** een bijna significante relatie $0,05 \leq p \leq 0,1$ en een ongekleurd vak geeft geen significante relatie aan $p > 0,1$.

	organisch gehalte	zwevende stof	chlorofyl-a	temperatuur	tijd
oester relatieve kieuw ­ massa			s	s	s
mossel relatieve kieuw ­ massa			s	s	s
kokkel relatieve kieuw ­ massa	s	s	s	s	s
oester relatieve palp ­ massa			bs	s	s
mossel relatieve palp ­ massa					
kokkel relatieve palp ­ massa	s	s			
oester kieuw/palp ratio	bs	s			
mossel kieuw/palp ratio			s	s	s
kokkel kieuw/palp ratio	s	s	s	s	s
oester conditie			s	s	s
mossel conditie			s	s	s
kokkel conditie			s	s	s
oester darm ­ passagetijd			s	s	s
mossel darm ­ passagetijd			s	s	s
kokkel darm ­ passagetijd			s	s	s

4. Discussie en Conclusie

4.1. Aanpassing

Relatieve kieuwmasa

De relatieve kieuwmasa over de tijd in het bassin volgde een significant stijgende lineaire trend. De procentuele toename in relatieve kieuwmasa was voor de mossels en kokkels met 37 procent even groot en was met 34 procent voor de oesters net iets kleiner.

De veranderingen in relatieve kieuwmasa zijn met name veroorzaakt door de afname in het lichaamsgewicht van alle zachte delen, behalve de kieuwen en palpen zelf. Tussen het eerste en laatste meetpunt in het bassin zijn alleen bij de oesters daadwerkelijk de kieuwen in massa toegenomen, al is dat met 0,18 procent bijna verwaarloosbaar klein. Bij mossels en kokkels is het kieuwgewicht respectievelijk 0,73 en 0,12 procent afgenomen. Duidelijk is hierdoor wel dat ondanks de conditie-afname de dieren getracht hebben hun kieuwen zo groot mogelijk te houden.

In het veld waren ook enkele veranderingen in relatieve kieuwmasa zichtbaar. Alleen bij de kokkels in de Waddenzee en de mossels en oesters in de Oosterschelde heeft ook een lineaire toename in relatieve kieuwmasa plaatsgevonden. Bij de Waddenzee-dieren is de relatieve kieuwmasa lager dan bij de Oosterschelde-dieren. Dit is te verklaren door het verschil in omgevingsvariabelen tussen de locaties en wordt verderop bij het kopje “Effect van de omgevingsvariabelen op de fysieke parameters in het veld” besproken.

Voor de mossels en oesters in het bassin lijken zich, wat de kieuwen betreft, anders te hebben ontwikkeld dan de dieren op de plek van oorsprong. De relatieve kieuwmasa is in het bassin significant toegenomen. Onder het kopje “Effect van de omgevingsvariabelen op de fysieke parameters in het bassin” wordt hier verder op in gegaan.

Relatieve palpmassa

De relatieve palpmassa van de dieren in het bassin volgde geen duidelijke trend over de tijd. Bij de laatste meting van de dieren uit het bassin was alleen bij de kokkels de relatieve palpmassa significant hoger dan bij de eerste meting. De kokkels hadden een toename in relatieve palpmassa van maar liefst 25 procent, terwijl die bij oesters slechts 3 procent was toegenomen. Voor alle drie de soorten geldt een afname in absolute palpmassa tussen de eerste en laatste bassinmeting. Deze afname was het kleinst bij de kokkels (0,86%) gevolgd door de mossels (1,84%) en de oesters (2,97%). De toename in relatieve palpmassa valt dus grotendeels te verklaren uit de afname in totale lichaamsmassa.

De relatieve palpmassa van dieren uit de Oosterschelde bleef onveranderd. Alleen bij oesters en kokkels uit de Waddenzee steeg de relatieve palpmassa licht. Bij aanvang van het experiment bleek al dat de relatieve palpmassa van dieren uit de Waddenzee niet verschilde met die van dieren uit de Oosterschelde. Een grote verandering in deze fysieke parameter was daardoor niet te verwachten.

Kieuw/palp ratio

De kieuw/palp ratio van de dieren in het bassin nam toe over de tijd. Dit is te verklaren door de veranderingen in kieuw en/of palp grootte, die hebben plaatsgevonden. Onder het kopje “Effect van de omgevingsvariabelen op de fysieke parameters in het bassin” wordt dit verder besproken. In de Waddenzee is alleen voor de oesters de kieuw/palp ratio toegenomen. In de Oosterschelde is de waarde voor alle drie de soorten niet significant veranderd. Tijdens de dataverwerking zijn jammergenoeg voor de eerste Oosterschelde controle, op de gemiddelde waarden na, alle gegevens over de kieuw/palp ratio verloren gegaan.

Conditie

De conditiewaarden van dieren in het bassin namen lineair af met de tijd. Tussen de oesters en de andere twee soorten valt geen vergelijking te maken, tussen de absolute conditiewaarden aangezien die van de oesters op een andere wijze bepaald zijn. Procentueel is de conditie van de oesters 48 procent afgenomen tussen de eerste en laatste bassinmeting. Bij de mossels en kokkels is de afname respectievelijk 36 en 39 procent.

Zowel in de Waddenzee als in de Oosterschelde, waar alleen bij de tweede en derde veldmeting conditiewaarden zijn bepaald, zijn de conditiewaarden over de tijd niet significant veranderd. Wel hadden de dieren in de Waddenzee een hogere conditie. Onder het kopje "Effect van de omgevingsvariabelen op de fysieke parameters in het veld", worden hiervoor mogelijke verklaringen gegeven.

Darmpassagetijd

De darmpassagetijd nam lineair toe met de tijd voor zowel de bassindieren als de dieren in het veld. Voor iedere soort geldt dat alle bassin- en veldmetingen wat betreft de darmpassagetijd op dezelfde lijn lagen.

Het aantal dieren dat binnen vier uur zwarte faeces uitscheidde nam in de loop van het onderzoek af. Dit gold met name voor de kokkels en oesters. Figuur 3.10 geeft hierdoor mogelijk een misleidend beeld bij de laatste meetpunten. Van een afvlakking in de grafieken is in werkelijkheid geen sprake. Het zou best kunnen dat het resterende aantal dieren alsnog na meer dan vier uur zwarte faeces zou uitscheiden. Bij toediening van de norrit stonden de schelpen telkens open. Waarschijnlijk is de norrit wel door alle dieren opgenomen, maar waren sommige dieren niet erg actief aan het filtreren en/of verteren. Binnen de soorten wordt de variatie in darmpassagetijd ook groter naarmate de tijd vordert en de temperatuur afneemt.

Aanpassing algemeen

In het bassin zijn er veranderingen geweest in fysieke parameters in de richting van Oosterschelde waarden. De waarden van de fysieke parameters van de dieren in het bassin zijn nog niet gestabiliseerd binnen de onderzoeksperiode. Verwacht werd dat de dieren hun kieuwen en palpen aan zouden passen aan hun nieuwe omgeving en dat daarom de fysieke parameters van de dieren meer overeen zouden gaan komen met de waarden van de fysieke parameters van dieren in de Oosterschelde. Van een complete aanpassing is hier daarom geen sprake.

Het te overbruggen verschil van Waddenzee naar Oosterschelde waarden van de fysieke parameters relatieve kieuwmasse en conditie is voor kokkels het kleinst en voor oesters het grootst. Mogelijk is daarom de prikkel voor kokkels om zich aan te passen minder groot dan voor oesters en is er in het bassin bij de kokkels minder verandering opgetreden dan bij de oesters. Mogelijk kunnen de kokkels het verschil in omgevingsvariabelen al redelijk aan, zonder dat daar aanpassingen aan kieuwen en palpen aan te pas moeten komen.

Er zijn tussen de soorten verschillen in de waarden van de fysieke parameters. De grote standaarddeviaties in de fysieke parameters duiden op grote interspecifieke verschillen, te breed onderzochte grootteklassen of een combinatie van bovengenoemde factoren. Vooral voor oesters lijkt de laatste mogelijkheid het aannemelijkst. Terwijl getracht is om op het gezicht van beide locaties evengrote oesters te verzamelen, varieerde het inwendig schelpvolume tussen de 20 en 98 ml. De Waddenzee-oesters waren met een gemiddeld volume van 64 ml 'groter' dan de Oosterschelde-oesters met een gemiddeld volume van 44 ml. Dit kan mogelijk de verschillen binnen de fysieke parameters vergroot hebben. Bovendien kunnen er bij oesters sexe-afhankelijke verschillen zijn in conditie (Baghurst en Mitchell, 2002), die een bron van de interspecifieke variatie kunnen hebben gevormd. Variatie in grootte van mossels en kokkels was beperkt; de onderzochte grootteklassen waren vrij nauw gedefinieerd. Al waren de mossels uit de Waddenzee gemiddeld wel iets dikker dan die uit de Oosterschelde. Uit de Waddenzee zijn alleen ingegraven kokkels verzameld, terwijl uit de Oosterschelde ook enkele half ingegraven en losliggende kokkels zijn verzameld, doordat de kokkelpopulatie aldaar

kleiner was dan gedacht en het moeilijk was om grotere hoeveelheden kokkels te verzamelen. De losliggende kokkels zouden misschien ziek geweest kunnen zijn, wat de fysieke parameters zou kunnen hebben beïnvloedt. Toch zijn de standaarddeviaties van de dieren van beide veldlocaties ongeveer even groot. Grote interspecifieke verschillen lijken daarom de meest aannemelijke oorzaak van de hoge standaarddeviaties van deze twee schelpdiersoorten.

4.2. Omgevingsvariabelen

Verschil Waddenzee / Oosterschelde

Een vergelijking maken tussen de fysieke parameters van dieren op twee verschillende locaties, is pas nuttig wanneer die locaties daadwerkelijk verschillen in omgevingsvariabelen, aangezien de kieuwen en palpen aangepast zijn aan de heersende omgevingsvariabelen (Payne et al., 1995), (Barillé et al., 2000). Ook een transplantatie-experiment kan pas worden uitgevoerd wanneer die verschillen geconstateerd zijn.

De Waddenzee en Oosterschelde zijn normaal gesproken twee verschillende systemen wat betreft omgevingsvariabelen als zwevende stof en chlorofyl-a concentratie (zie figuur 1.3. en www.WaterBase.nl) Ook gedurende dit onderzoek waren er tussen de Waddenzee en Oosterschelde grote verschillen in de omgevingsvariabelen.

De zwevende stof en chlorofyl-a concentratie waren in de Waddenzee hoger, het organisch gehalte van de zwevende stof was in de Oosterschelde hoger en de watertemperatuur van beide locaties kwam in de onderzoeksperiode redelijk overeen.

Eigenlijk zijn er tijdens dit onderzoek te weinig bepalingen van de omgevingsvariabelen in het veld geweest om mogelijke trends te concluderen.

Zwevende stof gehalte

Het zwevende stof gehalte is erg variabel over de tijd. Wind en getij hebben een grote invloed op de hoeveelheid zwevende stof (Iglesias et al., 1992).

De veldwatermonsters zijn allemaal genomen bij opkomend tij om variatie door getij te minimaliseren. Er is hierbij echter geen rekening gehouden met de sterkte van het getij wat betreft de maancyclus, bijvoorbeeld of er sprake was van spring- of doottij. Vooral de watermonsters uit de Waddenzee zijn genomen bij een stevige wind, die een verhoging van de zwevende stof concentratie veroorzaakt kan hebben. In de Waddenzee is het zwevende stof gehalte normaliter hoger dan in de Oosterschelde (www.WaterBase.nl). Uit de resultaten blijkt dat dit ook het geval was gedurende dit onderzoek.

Organisch gehalte

Het organisch gehalte van de zwevende stof was in de Waddenzee lager dan in de Oosterschelde. Aan het eind van het onderzoek, is in de Waddenzee het organisch gehalte lager dan aan het begin van het onderzoek. Dit kan verklaard worden doordat er in de winter door de lagere temperatuur en lichtintensiteit minder algen in het water aanwezig zijn. Het organisch gehalte van de zwevende stof is daardoor lager dan bij hogere algenconcentraties.

Chlorofyl-a concentratie

De chlorofyl-a concentratie was gedurende het onderzoek in de Waddenzee hoger dan in de Oosterschelde. Bij de laatste veldmetingen zijn de chlorofyl-a concentraties lager dan bij de eerste. Dit bevestigt de mogelijkheid dat er in de winter door de lagere temperatuur en lichtintensiteit minder algen in het water aanwezig zijn. Vooral bij de tweede bepaling van het Waddenzewater liggen de gevonden waarden ver uiteen.

Watertemperatuur

De watertemperatuur van de Waddenzee was gedurende het onderzoek ongeveer gelijk aan die van de Oosterschelde. Grote verschillen in watertemperatuur zijn binnen deze geografische afstand ook niet te verwachten.

Representativiteit bassin voor Oosterschelde

Het bassin is representatief voor de Oosterschelde wat betreft de onderzochte omgevingsvariabelen.

Het zwevende stof gehalte in het bassin is net iets lager dan in de Oosterschelde. De verklaring hiervan zou kunnen zijn dat het Oosterscheldewater voordat het in het bassin terecht komt, eerst in een bezinktank wordt opgevangen. Dit voorkomt ophoping in het bassin zelf. Tevens is het bassin gedurende het onderzoek twee keer totaal geleeagd en ontdaan van algen en bezonken deeltjes.

Het organisch gehalte van de zwevende stof en de chlorofyl-a concentratie in het bassin liggen in dezelfde ordegrrootte als in de Oosterschelde. Ook de watertemperatuur is nagenoeg gelijk. Een groot verschil in omgevingsvariabelen voor de dieren in het bassin ten opzichte van de dieren in het veld, waarbij verder in dit onderzoek geen rekening is gehouden, is het ontbreken van de periodieke droogvaltijden in het bassin. In de droogvalperioden is er voor de dieren geen voedsel beschikbaar. Voor de dieren in het bassin was er continue voedsel beschikbaar ook al was dit voedselaanbod minder dan op de plaats van herkomst van de dieren. Door het ontbreken van de droogvalperioden hebben de dieren in het bassin meer tijd om naar voedsel te zoeken (Franz, 1993 in: Honkoop et al., 2003). Honkoop en Beukema (1997) hebben beschreven dat dit een voordeel kan zijn wanneer er een redelijke hoeveelheid voedsel is, maar dat het nadelig is en voor gewichtsafname kan zorgen door extra moeite met fourageren wanneer de voedselconcentraties niet winstgevend zijn.

Effect van de omgevingsvariabelen op de fysieke parameters in het veld

Uit de resultaten blijkt dat dieren uit de Waddenzee een lagere **relatieve kieuwmassa** hebben dan dieren uit de Oosterschelde. Dit valt te verklaren doordat de kieuwgrootte een adaptatie is aan de zwevende stof concentratie. Schelpdieren hebben relatief kleinere kieuwen op plaatsen met een hoog gehalte aan zwevende stof (Payne et al., 1995).

De **relatieve palpmassa** van dieren uit de Waddenzee verschilt niet significant met die van dieren uit de Oosterschelde, waar het organisch gehalte van de zwevende stof wel hoger is. Volgens Payne (1995) zouden de palpen relatief groter zijn op locaties waar het organisch gehalte lager is, omdat daar meer sortering van deeltjes vereist wordt. Uit dit onderzoek komt dat niet naar voren. Mogelijk is het verschil in organisch gehalte tussen de twee locaties niet groot genoeg of wordt de grootte van de palpen niet alleen door het organisch gehalte, maar ook door de totale hoeveelheid zwevende stof bepaald.

De **kieuw/palp ratio** verschilt significant tussen de locaties en is een gevoelige indicator voor de verzamelcapaciteit gerelateerd aan de sorteercapaciteit (Drent et al., 2004) In de Waddenzee is de kieuw/palp ratio lager dan in de Oosterschelde. Dat betekent dat in de Oosterschelde meer de nadruk ligt op verzamelen van deeltjes en in de Waddenzee meer de nadruk ligt op sorteren, wat aan de hand van de behandelde verschillen in zwevende stof en organisch gehalte van de zwevende stof ook logisch is.

De **conditie** van de dieren uit de Waddenzee is significant hoger dan die van dieren uit de Oosterschelde. Waddenzeewater bevat veel voedseldeeltjes, waardoor de dieren daar waarschijnlijk goed kunnen groeien en zwaarder zijn dan in de Oosterschelde.

De **darmpassagetijd** van de dieren verschilt over het algemeen niet per locatie. Alleen bij de eerste veldcontrole verschilt de darmpassagetijd van mossels tussen de locaties. Voor de darmpassagetijd kan wel geconcludeerd worden dat deze niet gecorreleerd is aan de chlorofyl-a concentratie, aangezien die in de Waddenzee en Oosterschelde verschillend is, maar de dieren van beide locaties niet verschillen in darmpassagetijd. Vanwege een lineaire toename in darmpassagetijd bij afnemende temperatuur, lijkt het erop dat de darmpassagetijd zeer sterk

gerelateerd is aan de watertemperatuur. Uit meerdere artikelen blijkt ook dat de temperatuur de snelheid van fysiologische processen beïnvloedt (Bayne 1973), (Yee en Murray, 2004). Bij lagere temperaturen, verlopen de fysiologische processen, en zo ook de darmassage trager en is er sprake van een verminderde voedselconsumptie. (Yee en Murray, 2004).

Effect van de omgevingsvariabelen op de fysieke parameters in het bassin

De uit de Waddenzee getransplanteerde dieren zijn terecht gekomen in een bassin dat representatief is voor de Oosterschelde en waarin de variabelen tijd, temperatuur en chlorofyl-a sterk gecorreleerd waren. Tenminste één van deze factoren had een sterke invloed op de relatieve kieuwmasse, conditie en darmpassagetijd van de drie soorten. Ook de relatieve palpmassa van oesters en de kieuw/palp ratio van mossels en kokkels hebben een significant verband met tenminste één van de bovenstaande variabelen. Bij kokkels lijkt het alsof ook het organisch gehalte en de zwevende stof effect hebben gehad op de relatieve kieuw- en palpmassa en de kieuw/palp ratio.

In eerste instantie werd verwacht dat juist de zwevende stof, als maat voor de voedselkwantiteit, en het organische gehalte, als maat voor de voedselkwaliteit, invloed zouden hebben op de aanpassing van kieuwen en palpen van de onderzochte schelpdiersoorten. Maar uit tabel 3.x komt dat voor mossels en oesters niet naar voren. De veranderingen in de fysieke parameters relatieve kieuw- en palpmassa, kieuw/palp ratio lijken meer gerelateerd te zijn aan de conditie-afname van de dieren in het bassin. Het voedselaanbod was mogelijk niet groot genoeg. Bij de totale gewichtsafname lijkt het erop dat de kieuwen en palpen zoveel mogelijk gespaard blijven. Hierdoor zijn de toenames in deze parameters te verklaren. Doordat de toename in relatieve kieuwmasse groter was dan de toename in relatieve palpmassa, is de kieuw/palp ratio vanzelfsprekend ook toegenomen.

De toename in darmassage tijd van de dieren in het bassin, lijkt niet zo zeer gerelateerd aan de verandering in kieuwen en palpen, maar meer aan de watertemperatuur, zoals bij "Effect van de omgevingsvariabelen op de fysieke parameters in het veld" staat beschreven.

4.3. Conclusies

De veranderingen in fysieke parameters van de getransplanteerde dieren zijn hoofdzakelijk te wijten aan een afname in conditie. Er zijn geen duidelijke verschillen in de aanpassing van de fysieke parameters tussen de drie soorten. De oester lijkt zich niet beter aan te kunnen passen aan een verminderd voedselaanbod dan mossels en kokkels.

4.4. Aanbevelingen

Een verdere studie naar de verschillen in aanpassing tussen de drie soorten, zou beter plaats kunnen vinden in een langere periode, waarin de omgevingsvariabelen niet fluctueren of in kunstmatige omgevingen waarin dit het geval is. In een 9 maanden durend experiment heeft Honkoop (2002), veranderingen in kieuw- en palp massa van *C.gigas* waargenomen, die waarschijnlijk gerelateerd waren aan de seizoenale variatie in omgevingsvariabelen.

Een transplantatie-experiment van laag naar hoog voedselaanbod, verdient bij vervolgonderzoek de voorkeur boven een transplantatie van hoog naar laag voedselaanbod, aangezien dat verhongering van de dieren uitsluit.

Tevens verdient het de voorkeur om grotere steekproeven te nemen uit smallere grootteklassen om interspecifieke verschillen op basis van grootte te minimaliseren. Bij dit onderzoek was dat qua tijd niet haalbaar. Bovendien was het aantal kroesjes en de ruimte in de droogstoof en verassingsoven beperkt.

5. Dankwoord

Op de eerste plaats wil ik mijn begeleidster Karin Troost bedanken voor alle tijd en aandacht die zij mij voor dit onderzoek geschonken heeft. Zonder haar inbreng was dit onderzoek op alle vlakken een stuk minder geslaagd geweest. Tevens wil ik alle medewerkers van het RIVO-cso hartelijk bedanken voor al hun steun en hulp.

6. Referenties

- Baghurst, B. C., Mitchell, J. G., "Sex-specific growth and condition of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas* Thunberg)". *Aquaculture Research*. 33 (2002) 1253-1263.
- Barillé, L., Haure, J., Bruno, C., Leroy, A.. "Variations in pallial organs and eulatero- frontal cirri in response to high particulate matter concentrations in the oyster *Crassostrea gigas*". *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 57 (4) (2000) 837-843.
- Barillé, L., Prou, J., Héral, M., Razet, D.. "Effects of high natural seston concentrations on the feeding, selection, and absorption of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg)". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 212 (1997) 149-172.
- Bayne, B. L., 1973: "Physiological changes in *Mytilus edulis* L. Induced by temperature and nutritive stress." *J. mar. biol. ass. uk* (1973) 53, pp. 39-58.
- Bayne, B. L., "The physiology of suspension feeding by bivalve molluscs: an introduction to the Plymouth "TROPHEE" workshop". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 219 (1998) 1-19
- Benninger, P. G., S.D. St-Jean, "Particle processing on the labial palps of *Mytilus edulis* and *Placopecten magellanicus* (Mollusca: Bivalvia)". *Marine Ecology Progress Series*. 147 (1997) 117-127
- Brett, S. E. and Wassenaar, A. 1990: "Relationship between suspended particulate matter concentration and gill and palp sizes in *Mytilus edulis*." Rws dgw. notitie gwao-90.12017.
- Crawford, P. J., Hill, P.S., "Seasonal variation in food utilization by the suspension-feeding bivalve mollusks *Mytilus edulis* and *Placopecten magellanicus*". *Marine Ecology Progress Series*, 190 (1999) 223-239
- Drent, J. "Life history variation of a marine bivalve (*Macoma balthica*) in a changing world". nr. UB 48B 1468 Magazijn .Rijksuniversiteit Groningen (2004)
- Drent, J., Luttikhuisen, P. C., Piersma, T. "Morphological dynamics in the foraging apparatus of deposit feeding marine bivalve: phenotypic plasticity and heritable effects". *Functional ecology*. 18 (2004) 349-356
- Foster-Smith, R.L. "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; 1-22. 1975
- Hans, I., "Interactions between the introduced Pacific oyster *Crassostrea gigas* and the indigenous blue mussel *Mytilus edulis*. Local- scale food competition". Rapport nr. 04.009 RIVO Yerseke. (2004)
- Hawkins, A. J. S. Bayne, B. L. , Navarro, E. and Iglesias, J. I. P., 1990: "Comparative allometries of gut-passage time, gut content and metabolic faecal loss in *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule*." *Marine Biology* 105: 197-204.

- Hawkins, A. J. S., Bayne, B. L., Bougrier, S., Héral, M., Iglesias, J. I. P., Navarro, E., Smith, R. F. M., Urrutia, M. B. "Some general relationships in comparing the feeding physiology of suspension-feeding bivalve molluscs". *Journal of experimental marine biology and ecology*. 219 (1-2) (1998) 87-103
- Hawkins, A. J. S., Fang, J. G., Pascoe, P. L., Zhang, J. H., Zhang, X. L., Zhu, M. Y. "Modelling short-term responsive adjustments in particle clearance rate among bivalva suspension-feeders: Separate unimodal effects of seston volume and composition in the scallop *Chlamys farreri*". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 262 (1). (2001) 61-73.
- Honkoop, P. J. C., Beukema J. J., 1997: "Loss of body mass in winter in three intertidal bivalve species: An experimental and observational study of the interacting effects between water temperature, feeding time and feeding behaviour". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 212 (1997) pp 277 - 297.
- Honkoop, P. J. C., Bayne, B. L., Drent, J.. "Flexibility of size of gills and palps in the Sydney rock oyster *Saccostrea glomerata* (Gould, 1850) and the pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1973) ". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 219, issues 1-2 (2003) 87-103
- Honkoop, P. J. C., Bayne, B. L., "Stocking density and growth of the pacific oyster (*Crassostrea gigas*) and the Sydney Rock oyster(*Saccostrea glomerata*) in Port Stevens, Australia". *Aquaculture*. 2002; 213:171-186.
- Ibarrola, I., Navarro, E., Urrutia, M. B.. "Acute and acclimated digestive responses of the cockle *Cerastoderma edule* (L.) to changes in food quality and quantity". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 252 (2) (200) 181-198.
- Iglesias, J. I. P. , Navarro, E., Alvarez Jorna, P., Armentia, I.. "Feeding, particle selection and absorption in cockles *Cerastoderma edule* (L.) exposed to variable conditions of food concentration and quality". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 162 (1992) 177-198.
- Jones, D. H., Richards, O. G., Southern, T.A. "Gill dimension, water pumping rate and body size in the mussel *Mytilus edulis* L.". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 155 (1992) 213-237.
- Kamermans, P., "Food limitation in cockles (*Cerastoderma edule* (L.)): Influences of location on tidal flat and nearby presence of mussel beds". *Netherlands Journal of Sea Research*. 31 (1) (1993) 71-81.
- Kater, B. J.. "Ecologisch profiel van de Japanse oester". Rapport nr. CO32/03 RIVO Yerseke. (2003)
- Lucas, A. Beninger, P. G., 1985: "The use of physiological condition indices in marine bivalve aquaculture." *Aquaculture* Vol.44, No.3 (1985).
- Payne, B. S., Miller, A. C., Lei, J.. "Palp to gill area ratio of bivalves- A sensitive indicator of elevated suspended solids". *Regulated Rivers-Research & management*. 11 (2) (1995) 193-200
- Petersen, J.K., Bougrier, S., Smaal, A.C., Garen, P., Robert, S., Larsen, J.E.N., Brummelhuis, E. "Intercalibration of mussel *Mytilus edulis* clearance rate measurements". *Marine Ecology*. 267 (2004) 187-194.

Riisgard, H. U., Larsen, P. S.. "Comparative ecophysiology of active zoobenthic filter feeding, essence of current knowledge." *Journal of Sea Research*, 44 (2000) 169-193.

Scholten, H., Smaal, A. C.. "The ecophysiological response of mussels (*Mytilus edulis*) in mesocosms to a range of inorganic nutrient loads: simulations with the model EMMY". *Aquatic Ecology*. 33 (1999) 83-100.

Smaal, A. C., Zurburg, W.. "The uptake and release of suspended and dissolved material by oysters and mussels in Marennes- Oleron Bay". *Aquatic Living Resources*. 10 (1) (1997) 23-30

Smaal, A., Stralen M. van and Craeymeersch, J., 2004: "Does the introduction of the pacific oyster *Crassostrea gigas* lead to species shifts in the Wadden Sea?" Nederlands Instituut voor Visserij Onderzoek,

Urrutia, M. B., Iglesias, J.I.P.. "Feeding behaviour of *Cerastoderma edule* in a turbid environment: physiological adaptations and derived benefit." *Hydrobiologica*. 355 (1997) 173-180.

Vahl, O., "Efficiency of particle retention in *Mytilus edulis*". *Ophelia* 10, 17-25. 1972

Wassenaar A., Brett, S.E., 1990: "interspecificke variatie van de afmetingen van palpen en kieuwen van enkele eulamellibranchia, in relatie tot voedingswijze en habitat." Rijkswaterstaat dgw. notitie gwao-90.12018.

Yee, E. H., Murray, S. N., "Effects of temperature on activity, food consumption rates, and gut passage times of seaweed-eating *Tegula* species (Trochidae) from California." *Marine Biology*. 145 (2004) 895-903

www.marlin.ac.uk/baski/image_viewer.asp?images=ceredu&topic=Species

www.WaterBase.nl