



Literatuurstudie: Biologie en ecologie van de Europese zeekeeft in de Oosterschelde

Auteurs: Jildou Schotanus, Jet Carabain

Wageningen University &
Research rapport C047/23

Literatuurstudie: Biologie en ecologie van de Europese zeekeeft in de Oosterschelde

Auteurs: Jildou Schotanus, Jet Carabain

Wageningen Marine Research
Yerseke, september 2023

Wageningen Marine Research rapport C047/23

Keywords: Kreeft, Oosterschelde, biologie, ecologie, visserij, populatie dynamica

Opdrachtgever: Rijksdienst voor Ondernemend Nederland
Postbus 93144
2509 AC Den Haag

Dit rapport is gratis te downloaden van <https://doi.org/10.18174/634560>
Wageningen Marine Research verstrekt *geen* gedrukte exemplaren van rapporten.

Wageningen Marine Research is ISO 9001:2015 gecertificeerd.

Foto omslag: Jildou Schotanus



Europees Fonds voor Maritieme Zaken en Visserij

© Wageningen Marine Research

Wageningen Marine Research, instituut
binnen de rechtspersoon Stichting
Wageningen Research, hierbij
vertegenwoordigd door
Dr. ir. J.E. van den Ende, Algemeen
directeur

KvK nr. 09098104,
WMR BTW nr. NL 8113.83.696.B16.
Code BIC/SWIFT address: RABONL2U
IBAN code: NL 73 RABO 0373599285

Wageningen Marine Research aanvaardt geen aansprakelijkheid voor
gevolg schade, noch voor schade welke voortvloeit uit toepassingen van de
resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van Wageningen
Marine Research. Opdrachtgever vrijwaart Wageningen Marine Research van
aanspraken van derden in verband met deze toepassing.
Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag weergegeven en/of
gepubliceerd worden, gefotokopieerd of op enige andere manier gebruikt worden
zonder schriftelijke toestemming van de uitgever of auteur.

A_4_3_1 V32 (2021)

Inhoud

Inhoud	3
Samenvatting	5
1 Inleiding	6
2 Biologische en ecologische kennis <i>Homarus gammarus</i>	7
2.1 Verspreiding	7
2.2 Fysieke kenmerken	8
2.3 Levenscyclus	9
2.3.1 Larvale en post-larvale stadia	9
2.3.2 Juveniele en volwassen stadia	9
2.4 Groei en verschalen	9
2.4.1 Het proces van verschalen	9
2.4.2 Bepalen van groei en leeftijd	10
2.4.3 Omgevingsfactoren die groei kunnen beïnvloeden	10
2.4.4 Groeipatronen in de Oosterschelde	10
2.5 Reproductie	11
2.6 Habitat	12
2.6.1 Juveniele kreeften	12
2.6.2 Volwassen kreeften	12
2.6.3 Habitat binnen de Oosterschelde	13
2.7 Dieet	13
2.7.1 Kreeftenlarven	13
2.7.2 Juveniele kreeften	13
2.7.3 Volwassen kreeften	13
2.8 Mortaliteit veroorzaakt door predatie	14
2.8.1 Kreeftenlarven	14
2.8.2 Juveniele en volwassen kreeften	15
2.8.3 Predatie kreeften binnen de Oosterschelde	15
2.9 Migratie	15
2.9.1 Kreeftenlarven	16
2.9.2 Juveniele kreeften	16
2.9.3 Volwassen kreeften	16
2.9.4 Migratie binnen de Oosterschelde	16
3 De kreeftenpopulatie en kreeftenvisserij in de Oosterschelde	18
3.1 Ontstaan van de kreeftenpopulatie in de Oosterschelde	18
3.2 Ontwikkeling van het kreeftenbestand	18
3.3 Ontstaan van de kreeftenvisserij	18
3.4 De huidige kreeftenvisserij	19
3.4.1 Vistuigen	19
3.4.2 Vergunningen	20
3.4.3 Visseizoen en minimummaat	21
4 Discussie	22
4.1 Populatiedynamiek in de Oosterschelde	22
4.1.1 Populatiedynamiek en natuurlijke factoren	22
4.1.2 Mogelijke effecten menselijk handelen op populatiedynamiek	24
5 Conclusie	26

6	Kwaliteitsborging	27
7	Literatuur	28
	Verantwoording	31

Samenvatting

De Europese zee kreeft komt sinds het begin van de 19^e eeuw in de Oosterschelde voor. Sinds de kreeft zich permanent in de Oosterschelde heeft gevestigd, wordt er op de kreeften gevestigd. Voor een duurzame visserij in de Oosterschelde is het niet alleen van belang om inzicht te hebben in de bestands grootte en de visserij druk, maar is het ook belangrijk om een goed beeld te krijgen van de biologie en ecologie van de kreeften in de Oosterschelde. Onze intentie met deze literatuurstudie is om een bondig overzicht te geven van wat er bekend is over de ecologie en biologie van de Europese zee kreeft en specifiek te kijken naar wat voor een onderzoek er eerder is gedaan naar de kreeft in de Oosterschelde. Door kennis op te doen over de ecologie en biologie van de Europese kreeft kunnen we meer leren over hoe verschillende factoren zoals, groei, reproductie, sterfte (o.a. predatie), verspreiding en eventuele migratie de populatiedynamiek in de Oosterschelde zouden kunnen beïnvloeden. Deze kennis is belangrijk met het oog op een duurzame visserij- en bestandbeheer.

Europese kreeften hebben een complexe levenscyclus met een pelagische fase (in de waterkolom) voordat ze naar een bentisch (op de bodem) langlevend levensstadium transformeren. Variatie in omgevingsfactoren, zoals watertemperatuur, kan zorgen voor regionale en temporele variabiliteit in groei, ontwikkeling en grootte bij geslachtsrijpheid bij kreeften. In alle bentische levensstadia van de kreeft is de aanwezigheid van schuilplaatsen belangrijk. Dit geldt vooral voor de jongste bentische kreeften die erg gevoelig zijn voor predatie. De criteria waar een schuilplaats aan moet voldoen, veranderen naarmate de kreeft zich verder ontwikkelt. De prooi soort en de hoeveelheid die een Europese kreeft consumeert, hangt af van het levensstadium waarin de kreeft zich bevindt (larf, juveniel of volwassen). In tegenstelling tot andere soorten kreeften lijken volwassen Europese kreeften zich niet over grote afstanden te verplaatsen, al zijn er aanwijzingen dat er wel iets aan seizoensgebonden verplaatsing plaatsvindt.

Er zijn in het verleden verschillende onderzoeken uitgevoerd naar de Europese kreeft in de Oosterschelde. Het vroegst gevonden onderzoek, uit 1921, richtte zich op de eerste vestigingen van de Europese kreeft in de Oosterschelde en op het ontstaan van de kreeftenvisserij. Historische onderzoeken, zoals die van Havinga (1921), kunnen inzicht geven in de historische ontwikkeling van bestanden en de mogelijke invloed van visserij en veranderende omgevingsfactoren. In 2004 is er voor het eerst onderzoek gedaan naar de ontwikkeling van het kreeftenbestand op basis van vangregistraties en het merken van kreeften. In 2006-2007 werd er middels het merken van kreeften onderzoek gedaan naar de grootte van het kreeftenbestand op dat moment en is er gekeken naar de grootte- en sekseverdeling en de mobiliteit van de kreeften. Een belangrijke conclusie uit dit onderzoek was dat er in deze periode statistisch geen afname van het bestand kon worden aangetoond maar dat de visserij wel van invloed was op het bestand.

De uitdaging waarmee de meeste beleidmakers, wat betreft visserijbeheermaatregelen, worden geconfronteerd is het ontbreken van een routinematige monitoring van het visbestand en de visserij-inspanning. Om beter inzicht in te krijgen in temporele veranderingen in de verspreiding en ecologie van de kreeft moet er niet alleen worden gekeken naar recente gegevens maar veeleer naar lange tijdreeksgegevens. Het verkrijgen van accurate vangstinformatie is echter over het algemeen een kostbaar en arbeidsintensief proces. Zeker voor een kleinschalige visserij, zoals de Zeeuwse kreeftenvisserij, wegen de kosten al snel niet meer op tegen de baten. Automatisering van dit proces, waarbij de sector zelf in controle is, zou het verzamelen en beheer van gegevens een stuk efficiënter kunnen maken. Binnen het LobStAR project wordt er gewerkt aan een geautomatiseerd vangstregistratiesysteem, het zogenaamde "CatchCam" -systeem. Het doel van dit systeem is om op termijn lange tijdreeksgegevens te ontwikkelen van de kreeftenvangsten en de bijbehorende visinspanning. Hiermee zou er meer inzicht komen in hoe de kreeftenpopulatie zich ontwikkelt.

Deze studie is gefinancierd uit de regeling Samenwerkingsprojecten Wetenschap en Visserij in het kader van het Nederlandse operationele programma voor het Europees Fonds voor Maritieme Zaken en Visserij.

1 Inleiding

De Europese zeekreeft (*Homarus gammarus*) komt sinds het begin van de 19^e eeuw in de Oosterschelde voor (Havinga, 1921). Sinds de kreeft zich permanent in de Oosterschelde heeft kunnen vestigen wordt er op de kreeften gevestigd (Havinga, 1921). De visserij op Europese zeekreeften in de Oosterschelde (hierna ook wel Oosterscheldekreeft genoemd) is uniek in Nederland. Ruim 40 kleinschalige vissers vissen seizoensmatig en op verschillende locaties op Oosterscheldekreeft. Het kreeftenbestand kent pieken en dalen door natuurlijke factoren, maar de laatste jaren neemt een deel van de vissers minder kreeften waar. Het is echter niet duidelijk of er inderdaad sprake is van een structurele neerwaartse ontwikkeling in het bestand en wat daarvan dan de oorzaken zouden zijn. De geobserveerde daling in het kreeftenbestand wordt in de (sociale) media vaak toegeschreven aan de toename van visserijactiviteiten. Er wordt op het moment echter geen gericht onderzoek gedaan naar de ontwikkeling van de kreeftenpopulatie en de visserijdruk.

De kreeftenvissers maken zich zorgen over mogelijke neerwaartse ontwikkelingen van het kreeftenbestand en daarmee hun toekomstige vangstmogelijkheden en inkomsten (Persoonlijke communicatie met vissers). Voor een duurzame visserij in de Oosterschelde is het niet alleen van belang om inzicht te hebben in de ontwikkeling van de kreeftenpopulatie en de visserijdruk, maar is het ook belangrijk om een goed beeld te krijgen van de ecologie en biologie van de kreeften in de Oosterschelde. Voor een duurzaam beheer is namelijk ook informatie nodig over, onder andere, de groei, reproductie, sterfte (o.a. predatie), verspreiding en eventuele migratie. Ontwikkelingen in de populatiedynamiek van de kreeft kunnen de basis vormen voor kreeftenvissers bij het nemen van beslissingen met betrekking tot de planning en uitvoering van hun visserijactiviteiten.

De vissers hebben zich de afgelopen jaren ingezet op het versterken van hun organisatiegraad en het verbeteren van het visserijbeheer via hun eigen visplan. Inzicht in eventuele ontwikkelingen in de kreeftenpopulatie ontbreken echter. In het project LobStAR werken vissers en wetenschappers van Wageningen Marine Research (WMR) intensief samen aan het opzetten van een praktische, door de vissers uit te voeren vangstregistratiemethode. Daarnaast wordt er binnen het LobStAR project onderzoek gedaan naar de groei, migratie en lokale populatiedynamieken. De resultaten van deze onderdelen zijn niet opgenomen in dit rapport maar worden beschreven in andere rapporten en factsheets.

Als onderdeel van het LobStAR project is de huidige literatuurstudie uitgevoerd. De intentie van deze literatuurstudie is niet om een diepgaand literatuur review uit te voeren, maar om een bondig overzicht te geven van wat er bekend is over de ecologie van de Europese zeekreeft en wat voor een onderzoek er eerder is gedaan naar de Oosterscheldekreeft. Waar mogelijk zal worden aangegeven of aspecten mogelijk van invloed kunnen zijn op de populatiedynamica. Dit is namelijk belangrijke kennis met het oog op een duurzame visserij- en populatiebeheer.

Deze literatuurstudie is, evenals de andere onderdelen van het LobStAR project, gefinancierd uit de regeling Samenwerkingsprojecten Wetenschap en Visserij in het kader van het Nederlandse operationele programma voor het Europees Fonds voor Maritieme Zaken en Visserij.

2 Biologische en ecologische kennis

Homarus gammarus

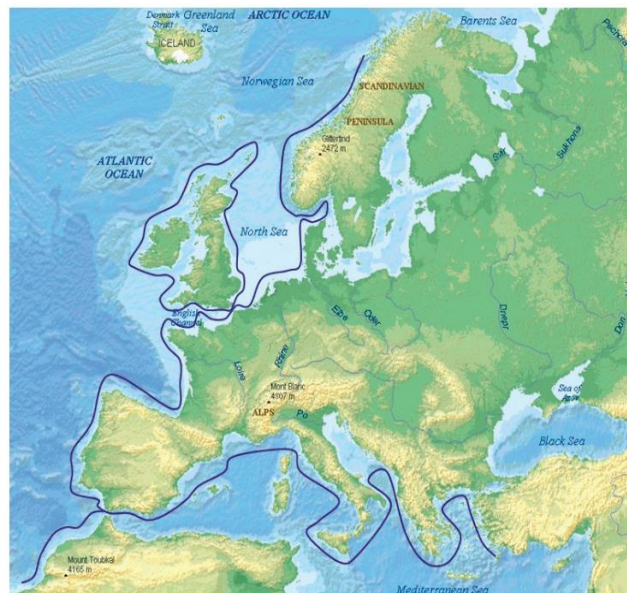
Er zijn maar twee soorten die onder het genus *Homarus* (Familie Nephropidae) vallen; de Amerikaanse kreeft, *Homarus americanus* en de Europese kreeft, *Homarus gammarus*. Beide soorten spelen een belangrijke ecologische rol en zijn van groot commercieel belang. Het zijn relatief grootte en langlevende organismen waarvan de levensgeschiedenis al vrij goed is bestudeerd. Toch is er nog meer kennis nodig om het visbeleid van de vaak intensief beviste populaties in duurzame banen te leiden. In dit hoofdstuk zullen wordt een bondig overzicht geven van het onderzoek dat is uitgevoerd naar de ecologie van de Europese zeekeeft. De Europese en Amerikaanse kreeft lijken sterk op elkaar. Aangezien er meer onderzoek is gedaan naar de Amerikaanse kreeft zal op sommigen vlakken worden uitgeweken naar de wetenschappelijke literatuur die hierover beschikbaar is.

2.1 Verspreiding

De Europese zeekeeft heeft een brede geografische verspreiding en komt in bijna alle Europese kustwateren voor (Prodöhl et al., 2006, Figuur 1). Dit brede geografische bereik duidt op een hoge tolerantie voor verschillende omgevingsomstandigheden (Mercer et al., 2001). Ook de waterdiepte waarop de kreeft voorkomt wordt bepaald door een combinatie van abiotische factoren, zoals blootstelling aan wind en getijden, zoutgehalte en watertemperatuur (van den Bogaart et al., 2019). Uit het project "Genetics of the European Lobster (GEL)", is gebleken dat Europese kreeftenpopulaties maar een beperkte genenuitwisseling hebben (Prodöhl et al., 2006). Desalniettemin werd er geen belangrijk bewijs gevonden voor grote genetische discontinuïteiten tussen Europese populaties, hoewel er vier clusters konden worden gevonden die genetisch enigszins verschillen (Prodöhl et al., 2006). Hierbij wordt de populatie in de Oosterschelde genoemd als een genetisch iets afwijkende populatie met weinig variatie in de genetica in vergelijking met kreeften elders in Europa (Triantafyllidis et al., 2005).

De Amerikaanse kreeft, *H. americanus*, lijkt qua ecologie erg op *H. gammarus* en deze soorten kunnen bij kruising hybriden produceren. Hun geografische verspreidingsgebied verschilt echter zo sterk dat het zeer onwaarschijnlijk is dat hybriden van *H. americanus* en *H. gammarus* in de natuur voorkomen (Jurrius & Rozemeijer, 2022).

Informatie over de dichtheid van de Europese kreeft in de wetenschappelijke literatuur lijkt zeer schaars te zijn (Jurrius & Rozemeijer, 2022; Rozemeijer & Van De Wolfshaar, 2019). In de literatuur worden dichtheden geschat variërend van 0,060 kreeft/m² in de Oosterschelde (Rozemeijer & Van De Wolfshaar, 2019), 0,002 kreeft/m² aan de Engelse kust (Skerritt et al., 2012; Skerritt, 2014) tot 0,27 kreeft/m² ook aan de Engelse kust (Jensen et al., 1994). De hoge aantallen in Jensen et al., (1994) worden waarschijnlijk veroorzaakt doordat deze bestandopname is gedaan op een kunstmatig rif met veel spleten en holen die als schuilplaats konden dienen voor de kreeften.



Figuur 1. Geografische verspreiding van *Homarus gammarus* (Prodöhl et al., 2006)

2.2 Fysieke kenmerken

Het harde exoskelet van de Europese kreeft heeft over het algemeen een donker marineblauwe kleur aan de dorsale zijde (Figuur 2, bovenste foto), en een lichtere kleur met oranje accenten aan de onderkant. De maximale lichaamslengte wordt geschat op 60 centimeter al schijnen er ook wel waarnemingen te zijn geweest van kreeften met een lengte van 1 meter. Het maximale gewicht wordt geschat op 5-6 kilogram (Rozemeijer & van de Wolfshaar, 2019). Het lichaam van de kreeft bestaat uit een kopborststuk dat bestaat uit één groot segment en een achterlijf van zes kleinere segmenten. Aan het kopborststuk bevinden zich 5 paar looppoten. Het eerste paar van deze looppoten bevatten asymmetrische scharen. De ene schaar heeft een stompe vorm en is knobbelig en wordt gebruikt om eten mee te kraken (de kraakschaar). De ander is scherper en rechter en wordt gebruikt om mee te knippen (de knipschaar). De scharen worden zowel gebruikt voor de verdediging als om mee te eten. Mannetjes hebben relatief grotere scharen dan vrouwtjes (Beard & McGregor, 1991). Vrouwtjes hebben daarentegen relatief bredere buiken dan mannetjes. Bij vrouwtjes is het eerste paar zwempoten, de gonopoden, zacht en gevederd (Figuur 2, linksonder), terwijl deze bij de mannetjes iets groter en stijf zijn (Figuur 2, rechtsonder). Bij de mannetjes worden deze zwempoten gebruikt voor het overbrengen van sperma tijdens het paren. Aan het kopborststuk bevinden zich ook de gesteelde ogen en de antennes die vaak langer zijn dan het lichaam. Onder het gesegmenteerde achterlijf bevinden zich 5 paar zwempoten. Aan het 2e en 3e derde paar zwempoten zitten kleinere scharen die worden gebruikt om het voedsel naar de mond te brengen. Het lange achterlichaam eindigt in een staartwaaier. Bij gevaar gebruiken kreeften hun sterke staart om snel achteruit te zwemmen. Aan de looppoten van een kreeft zitten de kieuwen vast, verborgen onder het pantser. Hierdoor kan de kreeft meer zuurstof opnemen bij het lopen. Zolang de kieuwen vochtig blijven kunnen kreeften ook buiten het water ademen. Ledematen die verloren zijn gegaan door letsel kunnen worden geregenereerd. Dit gaat meestal wel gepaard met een negatief effect op de tussentijdse verschaling en daarmee ook op de groei (Phillips, 2006).

Kreeften hebben twee paar voelsprietten. Met het eerste paar, kleinere, voelsprietten (antennule) kan de kreeft zijn omgeving ruiken door middel van chemische receptoren. Met het tweede, veel langere, paar voelsprietten (antenne) kan de kreeft zijn omgeving aftasten doormiddel van mechanoreceptoren die gevoelig zijn voor aanraking en druk (Childress & Jury, 2006). Al hoewel reuk en tast de primaire zintuigen van een kreeft vormen hebben ze ook een goed ontwikkeld gezichtsvermogen (Atema & Voigt, 1995). Kreeften hebben facetogen die op korte beweeglijke steeltjes staan. Het is niet helemaal duidelijk hoeveel kreeften daadwerkelijk kunnen zien maar op basis van de structuur van de ogen wordt verondersteld dat ze waarschijnlijk weinig kleur kunnen zien, maar wel onderscheid kunnen maken tussen licht en donker en bewegingen goed kunnen waarnemen (Childress & Jury, 2006).

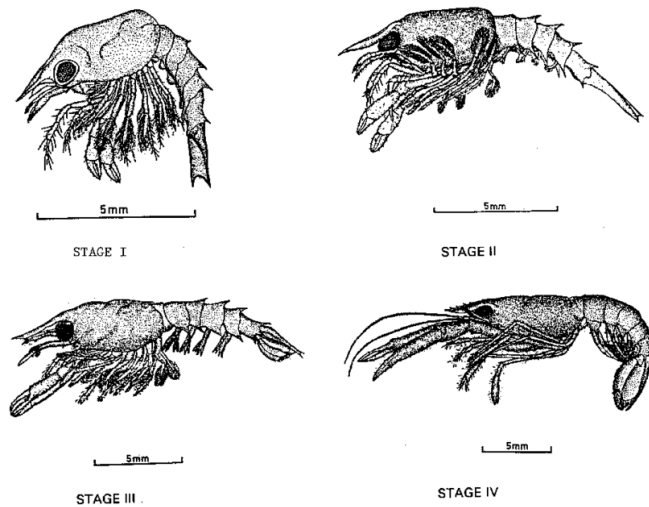


Figuur 2. Bovenste foto dorsale zijde *H. gammarus* van links een vrouwtje en rechts een mannetje uit de Oosterschelde. Linksonder *H. gammarus* gonopoden vrouwtje en rechtsonder gonopoden mannetje (blauwe pijlen).

2.3 Levenscyclus

2.3.1 Larvale en post-larvale stadia

Europese kreeften hebben een vrij complexe levenscyclus met een langlevende volwassen fase, een relatief late vruchtbaarheid van de vrouwtjes en een pelagische fase (in de waterkolom) voordat ze naar een bentisch (op de bodem) levensstadium transformeren. De eerste paar weken na het uitkomen van de eitjes worden gekenmerkt door een pelagische fase die, afhankelijk van de watertemperatuur, 4 tot 8 weken kan duren (Sheehy et al., 1999; Sheehy & Bannister, 2002; Tully et al., 2000). Deze pelagische fase omvat 3 larvale stadia en één post-larvale stadium (Figuur 3). Tijdens de eerste 3 larvale stadia zijn de larven planktonisch, ze kunnen zich niet goed voortbewegen, ze zweven in het water en zijn afhankelijk van waterstromen. Na deze eerste drie fase, die tussen de 4 en 8 weken kan duren (Wahle & Fogarty, 2006), ondergaat de larf een metamorfose naar het post-larvale stadium (Nichols & Lawton, 1978). De metamorfose zorgt voor een duidelijke verandering in fysieke kenmerken en de larf krijgt de fysieke kenmerken die meer bij een volwassen kreeft horen. De klauwen en staart komen vanuit hun bungelende posities rechtuit te staan. Hierdoor kan de post-larve naar voren zwemmen met behulp van de zwempoten (pleopoden) (Wahle & Fogarty, 2006).



Figuur 3. Larvale en postlarvale stadia Europese kreeften (*Homarus gammarus*) met larven van stadium I, II en III en een postlarve stadium IV (Nichols & Lawton, 1978).

2.3.2 Juveniele en volwassen stadia

De metamorfose gaat naast fysiologische en uiterlijke veranderingen gepaard met veranderingen in gedrag en habitatvoorkeur (Howard, 1980). Twee tot vier dagen na de metamorfose gaat de kreeft actief opzoek naar een geschikt habitat om zich te vestigen en wordt de kreeft een permanente bewoner van de zeebodem. In de vroege bentische fase (EBP) graven de jonge kreeften (met name Amerikaanse kreeften) een tunnel in de zeebodem of verstoppen ze zich in kleine kiertjes tussen steentjes of schelpen (Howard & Bennett, 1979; Linnane et al., 2000). Een jaar lang verlaten de juveniele kreeften hun schuilplaatsen nauwelijks en eten ze fytoplankton, detritus en diertjes die uit de wanden van het hol komen (Jensen et al., 2000). Er is dan ook vrij weinig bekend over deze vroege bentische fase van de jonge kreeften.

Naarmate de kreeften groter worden, gaan ze verder van hun hol af om voedsel te zoeken (Wahle & Fogarty, 2006). Als de kreeften rond de 35 mm zijn verhuizen ze naar holen en spleten. De kreeften zijn geslachtsrijp als ze de leeftijd van 5-8 jaar hebben bereikt (Prodöhl et al., 2006).

2.4 Groei en verschalen

2.4.1 Het proces van verschalen

Net als andere crustacea hebben kreeften een hard exoskelet dat ze moeten afwerpen om te kunnen groeien. Dit gebeurt in een proces dat verschaling wordt genoemd en kan meerdere keren per jaar voorkomen voor jonge kreeften (tot wel 6 keer), maar neemt af tot eens in de 1-2 jaar voor grotere dieren. Daarnaast verschaalt een volwassen vrouwelijke kreeft om te kunnen paren (Aiken, 1980; Phillips, 2006). Verschaling van een volwassen kreeft vindt alleen plaats als de omgevingsomstandigheden, met name het voedselaanbod en de watertemperatuur, gunstig zijn (Hagerman, 1983). Na het afwerpen van de schaal neemt het lichaam veel water op om groter te

worden. Als de kreeft uit zijn uitgeworpen exoskelet is gekropen, eet hij deze gedeeltelijk op om de benodigde voedingsstoffen (eiwitten en calcium) binnen te krijgen. Het uitharden van de nieuwe schaal kan enkele dagen duren. Tijdens het uitharden is de kreeft zacht en kwetsbaar voor predatoren waaronder andere kreeften (kannibalisme) (Romano & Zeng, 2017). Als de watertemperatuur onder de 5 graden zakt stoppen kreeften met eten en blijven ze in hun holen. Kreeften stoppen met verschalen als ze 1.5 maand niets hebben gegeten (Hagerman, 1983).

2.4.2 Bepalen van groei en leeftijd

Het opstellen van groeicurven voor de kreeft is lastig omdat het niet mogelijk is de leeftijd te bepalen op basis van uiterlijke kenmerken, zoals dat wel mogelijk is bij de groeiringen in de schalen van schelpdieren of de gehoorsteentjes bij vissen (Wahle & Fogarty, 2006). Leeftijdsschattingen bij kreeften gaan daarom meestal op basis van de ophoping van lipofuscine. Lipofuscine is een bijproduct van het cellulaire metabolisme. Het accumuleert in alle cellen met een snelheid die wordt bepaald door de stofwisseling van het individu en is vrij stabiel na vorming en kan daarom gebruikt worden bij de leeftijdsschatting van schaaldieren (Tully et al., 2000). Gebruikmakend van deze techniek in een onderzoek (Sheehy et al. 1999) naar de Europese kreeft in Yorkshire (United Kingdom) wordt de gemiddelde leeftijd van mannelijke kreeften rond de 31 jaar geschat, (maximale leeftijd van 42 ± 5 jaar) en de gemiddelde leeftijd van vrouwelijke kreeften rond de 54 jaar (maximale leeftijd van 72 ± 9 jaar). Uit dit onderzoek blijkt ook dat de variatie in grootte per leeftijdsklasse erg groot kan zijn (Sheehy et al. 1999). Dit wijst er dan weer op dat de grootte van een kreeft geen goede indicatie is van leeftijd.

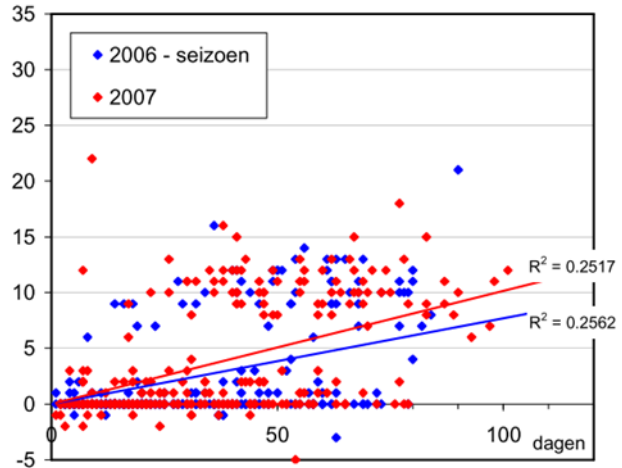
2.4.3 Omgevingsfactoren die groei kunnen beïnvloeden

Regionale en temporele variabiliteit in groei, ontwikkeling en de grootte bij geslachtsrijpheid bij kreeften wordt grotendeels toegeschreven aan heterogeniteit in de omgeving. Echter, zelfs wanneer kreeften onder identieke omstandigheden worden grootgebracht in laboratorium opstellingen is er vaak een hoge individuele variabiliteit in groei, zelfs binnen nakomelingen van dezelfde moeder (Waddy & Aiken, 1995). Uit een kweekstudie met de Amerikaanse kreeft blijkt dat kleine verschillen in initiële grootte een belangrijke factor is bij de verdere groei van een kreeft (Waddy & Aiken, 1995). Watertemperatuur behoort tot de meest genoemde en belangrijkste omgevingsfactor die een rol speelt bij de groei van kreeften (Rozemeijer & Van De Wolfshaar, 2019). Een zachte winter en relatief warm voorjaar kan ervoor zorgen dat kreeften vroeg actief worden en op zoek gaan naar voedsel. In de Amerikaanse kreeft, is de groei evenredig aan de temperatuur verhoging tussen 8–25°C (Carlberg & van Olst, 1977). Beneden 5°C wordt het metabolisme tot een punt vertraagd waarbij verschaling niet meer plaatsvindt, en temperaturen boven 25°C zijn fysiologisch belastend en dodelijk (Waddy & Aiken, 1995). Naast watertemperatuur kunnen ook andere factoren zoals lichtintensiteit, voedselbeperking, omgevingssubstraat of intraspecifieke interacties (interacties tussen individuen van eenzelfde soort) de groei van kreeften beïnvloeden. Zo is bijvoorbeeld bij Amerikaanse kreeftenlarven vastgesteld dat volledige duisternis zorgt voor een snellere toename in gewicht, terwijl felle lichten de verschaling remmen (Eagles et al., 1984; Wahle & Fogarty, 2006). Stressvolle omgevingsomstandigheden leiden vaak tot uitstel van de verschaling en tot verminderde groei-toename en zelfs tot krimp (Cockcroft & Goosen, 1995; Pollock et al., 1997).

2.4.4 Groeipatronen in de Oosterschelde

Middels het merken en terugvangen van kreeften in 2006 en 2007 is er onderzoek gedaan naar de groei van de Oosterschelde kreeft (Figuur 4) (van Stralen & Smeur 2008). Een kreeft met een kopschildlengte van 87 mm (minimum lente voor aanlanding) kwam overeen met een gemiddeld gewicht van 464 gram en een gemiddelde totale lengte van de kreeft (rostrum tot het uiteinde staart) van 24.6 cm. Per verschaling werd het kopschild gemiddeld 10 mm langer. Kreeften werden gemiddeld 1.5 keer zo groot in een jaar. De groei in 2007 lijkt wat beter te zijn geweest dan in 2006. Van de in 2006 gemerkte en in 2007 teruggevangen kreeften waren sommigen tot 30 mm (kopschild) gegroeid. Dit zou betekenen dat deze kreeften tot driemaal toe in een jaar zijn verschaald. De variatie in groei was echter groot. Sommige kreeften waren in 1 jaar tijd helemaal niet gegroeid. Opvallend was dat de geschatte totale groei binnen een kreeftenseizoen (1 april-15 juli) het hoogst was voor

kreeften tussen de 87 en 96 mm (kopschild) en het laagst voor kreeften <77 mm. Dit is opvallend omdat oudere, grotere kreeften juist minder vaak verschalen en na 20 jaar vaak vooral in de breedte toenemen en niet zozeer in de lengte (Aiken, 1980). Een mogelijke verklaring voor de geobserveerde lagere groei van kleinere kreeften zou kunnen zijn dat de groei is onderschat door een mogelijk verhoogd verlies van merken bij het verschalen van kleine kreeften (van Stralen & Smeur 2008). Verder viel op dat met name de maatse mannetjes (kopschild > 87 mm) gedurende een visseizoen relatief veel waren gegroeid. De lagere groei bij maatse vrouwtjes zou kunnen worden verklaard vanuit het feit dat volwassen vrouwtjes eidragend worden en de vorming van de eieren ten koste gaat van de lichaamsgroei (van Stralen & Smeur 2008).



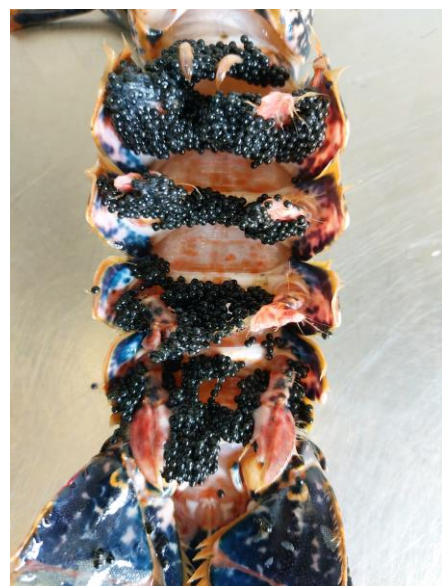
Figuur 4. Groei van kreeften (mm) die nog binnen het seizoen (2006 of 2007) waarin zij zijn uitgezet ook weer waren teruggevangen (van Stralen & Smeur 2008).

2.5 Reproductie

Een vrouwelijke kreeft bereikt geslachtsrijpheid rond de leeftijd van 5 tot 7 jaar met een kopborststuklengte van ongeveer 80 mm (Holthuis, 1991; Tully et al., 2001; van Stralen & Smeur, 2008). Mannelijke kreeften zijn geslachtsrijp rond de 4 jaar. Grotere, competitief dominante mannetjes met grote scharen zijn succesvoller in het verkrijgen van parings-schuilplaatsen en het hof maken van vrouwtjes (Sørdalen, 2019). Vrouwtjes gaan tijdens het paringsseizoen verschillende schuilplaatsen met potentieel geschikte mannetjes langs, waarna ze uiteindelijk een keuze voor een partner maken. Bij *H. americanus* is er duidelijk bewijs gevonden dat vrouwtjes zich op afstand tot mannetjes voelen aangetrokken (maar niet omgekeerd) als reactie op chemische signalen in de urine van het mannetje. Vrouwelijke urinesignalen verminderen mannelijke agressie en vergemakkelijken de paring (Bushmann & Atema, 1997). Vaak blijft het vrouwtje dan in de schuilplaats van het mannetje om daar eerst te verschalen. Op deze manier wordt ze (tijdens en na het verschalen) beschermd tegen andere kannibalistische kreeften.

De paring vindt plaats in de zomer rond de maanden juni en juli, wanneer de meeste vrouwelijke kreeften net zijn verschaald en een zacht exoskelet hebben. Een spermatofoor (een pakketje met spermacellen) wordt intern door het mannetje afgezet bij het vrouwtje. Sperma kan meerdere jaren worden bewaard (rond de drie jaar) en door het vrouwtje worden gebruikt voor de externe bevruchting van de eitjes als de omstandigheden gunstig zijn (o.a. watertemperatuur, voedselaanbod etc.) (Waddy & Aiken, 1995).

Ei (ook wel zaad genoemd) dragende vrouwtjes verschijnen meestal van september tot december (Skerritt, 2014). Het vrouwtje draagt de eieren gedurende 9 tot 12 maanden op de pleopoden onder de buik (Figuur 5). Vaak hebben vrouwtjes een voortplantingscyclus van twee jaar (eidragend, verschalen, weer eidragend), maar er is veel variatie. De legfels variëren van enkele duizenden tot wel 40.000 eieren (Agnalt, 2008). Oudere, grotere vrouwtjes kunnen een grotere hoeveelheid eieren met zich meedragen. Daarnaast toont onderzoek aan dat de eieren van grotere vrouwtjes vaak ook groter zijn en dat de larven van deze vrouwtjes een beter weerstand hebben tegen periodes waarin er weinig voedsel beschikbaar is voor de moeder (Moland et al., 2010).



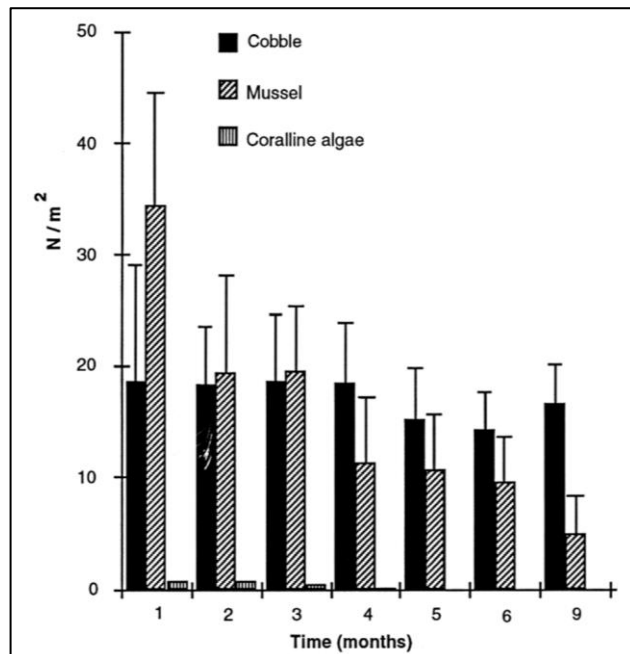
Figuur 5. Het vrouwtje draagt de eieren gedurende 9 tot 12 maanden op de pleopoden onder de buik.

2.6 Habitat

De habitatsvoorkeur van Europese kreeften verandert tijdens de ontwikkeling verschillende keren. De larven worden met de dominante stroming meegevoerd. Na 4 tot 8 weken ondergaan de larven een metamorfose en gaat de kreeft actief opzoek naar een geschikt habitat om zich te vestigen en wordt de kreeft een permanente bewoner van de zeebodem. In de vroege benthische fase (EBP) graven de jonge kreeften (met name Amerikaanse kreeften) een tunnel in de zeebodem of verstoppen ze zich in kleine kiertjes tussen steentjes of schelpen (Howard & Bennett, 1979; Linnane et al., 2000). In alle benthische levensstadia van de kreeft is de aanwezigheid van schuilplaatsen belangrijk (Howard, 1980). De criteria waar een schuilplaats aan moet voldoen zoals, de grootte van de opening, lengte, zuurstofgehalte en voedselbeschikbaarheid in de buurt veranderen naarmate de kreeft zich verder ontwikkelt (Galparsoro et al., 2009).

2.6.1 Juveniele kreeften

Geschikte beschutting is met name van groot belang in de vroege benthische levensfasen wanneer de kwetsbaarheid voor predatie nog groot is (Ball, et al., 2001). Van juveniele, net benthische, Amerikaanse kreeften is bekend dat ze holen in de zeebodem graven met uitgebreide tunnelsystemen, meestal U-vormig en gemiddeld 10-15 cm diep (Howard & Bennett, 1979; Beard & McGregor, 1991). De Europese kreeft graaft nauwelijks eigen holen in pure zachte bodem. Daarentegen zijn er wel observaties van simpele U-vormige holen onder stenen (Howard & Bennett, 1979). Deze net benthische juvenielen lijken dan ook de voorkeur te geven aan grof boven fijn zand (Howard & Bennett, 1979). De populatiegrootte van Europese kreeften hangt dus onder andere af van de beschikbaarheid van geschikte biotopen met hard substraat die geschikt zijn om zich te vestigen (Krone & Schröder, 2011). Er zijn aanwijzingen dat Europese kreeftenlarven zich graag vestigen tussen mosselschelpen als ze van het pelagische larven stadium naar het benthische stadium (ook wel EBP-kreeft genoemd: early benthic phase) gaan (Linnane et al., 2000). In een laboratoriumexperiment (Linnane et al., 2000) werden kreeftenlarven vrijgelaten met de mogelijkheid om zich te vestigen op vier verschillende substraten: kaal zand, stenen, mosselschelpen of algen. Er werden geen juveniele kreeften teruggevonden op de zandige bodem gedurende het hele experiment, in de eerste maand werden de meeste larven tussen de mosselschelpen gevonden (Figuur 6). Dit aantal nam echter over de tijd af, terwijl het aantal kreeften in het stenen substraat constant bleef over de tijd (9 maanden). Het kan zijn dat naarmate de kreeften groter werden ze een voorkeur ontwikkelden voor de stenen omdat de schelpen alleen bescherming konden geven voor de kleinste kreeften (Linnane et al., 2000). Er kan dus worden gesuggereerd dat de relatief constante dichtheid van kreeftenlarven in de stenen en de afnemende dichtheid in de mosselschelpen het resultaat kunnen zijn van gelijke sterfte in beide substraten, in combinatie met migratie van kreeftenlarven van de mosselschelpen naar de stenen waar nissen om te schuilen groter waren.



Figuur 6. Vergelijking van gemiddelde kreeftendichtheden op stenen, mosselschelpen en algen over een periode van 9 maanden. Op zand werden geen kreeften gevonden (Linnane et al., 2000).

2.6.2 Volwassen kreeften

Na het verlaten van hun hol begint voor de volwassen kreeft de zoektocht naar rotsachtig substraat, waar ze zich makkelijk kunnen verstoppen. Het natuurlijke habitat van een volwassen Europese kreeft kenmerkt zich meestal door harde substraten zoals rotsen of samengeperste

modder/klei (Prodöhl et al., 2006). Grotere kreeften bevinden zich ook graag op de randen van hard substraat en zand- of derriebodems waar ze 's nachts naar toe trekken om te foerageren en jagen (Havinga, 2021).

2.6.3 Habitat binnen de Oosterschelde

De Oosterschelde heeft van nature een meer zandige bodem maar steenbestortingen, die reeds al vóór 1865 werden uitgevoerd als verdedigingswerken, zouden het areaal geschikt habitat voor kreeften over de jaren hebben kunnen verhogen (Havinga, 2021). De steenbestortingen zouden voor extra schuilplaatsen gezorgd kunnen hebben, afgewisseld met zand- en derriebodems, schikt om te jagen. Naast steenbestortingen kan ook de toename van Japanse oesterriffen in de Oosterschelde van invloed zijn geweest op het kreeftenbestand (van Stralen & Smeur, 2008). De openingen tussen de oesterschelpen vormen geschikte schuilplaatsen voor de kleinere juveniele kreeften (Leiva et al., 2021).

2.7 Dieet

Er zijn weinig gedetailleerde gegevens bekend over het dieet van *H. gammarus* (Childress & Jury, 2006). Kreeften zijn omnivoor, ze jagen actief op hun prooi maar het zijn ook aaseters als de kans zich voordoet. Net als bij *H. americanus* zal de prooisoort en de hoeveelheid die een Europese kreeft consumeert afhangen van het levensstadium waarin de kreeft zich bevindt (larf, juveniel of volwassen).

2.7.1 Kreeftenlarven

Over het eetpatroon van wilde Europese kreeftenlarven is niet veel bekend (Childress & Jury, 2006). In de eerste planktonische larvale stadia voedt *H. gammarus* zich met fytoplankton en zoöplankton in de pelagische zone (Beard & McGregor, 1991). Gedurende deze periode worden ze beschouwd als omnivore en opportunistische eters (Beard & McGregor, 1991). Bij het analyseren van de maaginhoud van wilde Amerikaanse kreeftenlarven, concludeerden Juinio & Cobb (1992) dat de larven overwegend carnivoor zijn en een voorkeur hebben voor zoöplankton, zoals copepoda (kleine planktonische kreeftachtige) en larven van decapoda (geleedpotigen zoals kreeften, krabben en garnalen). De larven kunnen niet actief jagen maar gebruiken chemoreceptoren in de monddelen om te bepalen of de deeltjes die ze tegenkomen in het water eetbaar zijn (Kurmaly et al., 1990). Rötzer & Haug (2015) stellen dat de monddelen van de Europese kreeft al verder ontwikkeld zijn in het eerste larvale stadium en dat deze nog minimaal veranderen over de eerste drie larvale stadia. Bij de larven van de Amerikaans kreeft lijken de monddelen te veranderen tijdens de eerste drie larvale stadia (Lavalli & Barshaw, 1989). Er wordt daarom verwacht dat Europese kreeften larven al eerder in staat zijn hun voedsel te selecteren dan Amerikaanse kreeftenlarven.

2.7.2 Juveniele kreeften

De kleine juveniele kreeften, met een kopschildlengte van 15 mm of minder, verlaten hun schuilplaats nog niet en voeden zich met plankton en infauna, veelal wormen, dat ze in hun schuilplaats kunnen vinden. Als de kreeften iets groter worden, met een kopschildlengte van 15 tot 25 mm, zijn ze nog steeds grotendeels afhankelijk van hun schuilplaats (50 tot 80% van de tijd) maar wordt het voedsel in hun schuilplaats langzaam te weinig en zullen ze ook daarbuiten naar voedsel opzoek moeten gaan. Naarmate de juveniele kreeften verder groeien (kopschildlengte 25 tot 40 mm) verlaten ze hun schuilplaats steeds vaker en voor langere periodes (Wahle & Steneck, 1992). Doordat de scharen steeds groter en sterker worden kunnen ze zich ook gaan voeden met tweekleppigen, slakken en krabben.

2.7.3 Volwassen kreeften

Amerikaanse volwassen kreeften, en naar waarschijnlijkheid ook Europese kreeften, voeden zich over het algemeen met dezelfde prooien als juveniele kreeften, waaronder slakken,

tweekleppigen, krabben, borstelwormen, vis en stekelhuidigen (Lawton & Lavalli, 1995). Hallbäck & Waren (1972) onderzochten het jaaggedrag van Europese kreeften in de Zweedse wateren. Ze vonden onder meer dat kreeften bij temperaturen onder de 5 graden stoppen met eten en dat verschalende kreeften een kalkrijker dieet hadden.

Of volwassen kreeften selectieve eters of meer echte opportunisten zijn, blijft een discussie in de literatuur (Jurrius & Rozemeijer, 2022). Verschillende onderzoeken suggereren dat volwassen Amerikaanse kreeften inderdaad een voedselvoorkeur hebben maar dat ze, vanwege de variatie in seizoensbeschikbaarheid, een zekere mate van opportunisme behouden (Hudon & Lamarche, 1989; Mackie & Shelton, 1972). Hudon en Lamarche (1989) stelden bijvoorbeeld dat de Amerikaanse kreeft een voorkeur vertoont voor calorierijke voedselbronnen, zoals mosselen, wanneer deze beschikbaar zijn. Een experiment van Derby & Atema (1981) laat zien dat de Amerikaanse kreeft "chemoreceptieve plasticiteit" vertoont ten opzichte van voedselbronnen. Dit wil zeggen dat de kreeft sneller een keuze kan maken om een bepaalde voedselbron wel of niet te eten als ze een mogelijke voedselbron al eens een keer eerder hebben waargenomen met hun chemoreceptoren. Er wordt gesuggereerd dat deze plasticiteit in selectiviteit een manier is om het succesvol zoeken naar prooi-items te vergroten wanneer een bepaald prooi-item in overvloed aanwezig is (Derby & Atema, 1981).

Naast verschaling is ook de grootte van de kreeft van invloed op de samenstelling van het dieet van de kreeft. Grotere kreeften (>21-22 cm) kunnen grotere dieren met een harde schaal, zoals wulken en heremietkreeften, eten, terwijl kleinere kreeften een voorkeur hebben voor borstelwormen en alikruiken (Hallbäck & Warén, 1972). Sainte-Marie & Chabot (2002) onderzochten de verschuiving in dieet tijdens de groei van Amerikaanse kreeften. Het percentage tweekleppigen in de maag van de kreeften nam af van 28% naar 2%, terwijl het percentage krab juist toenam van 7% naar 53% naarmate de kreeft groter werd. Daarnaast werd er een positief verband gevonden tussen de grootte van de kreeft en de grootte van de krab die als prooi dienden (Sainte-Marie & Chabot, 2002). Mogelijk heeft naast de grootte van de individuele kreeft ook de populatiegrootte en intraspecifieke competitie effect op het dieet van kreeften. Uit onderzoek van Guest et al. (2009) naar het dieet van *Jasus edwardsii*, een kreeftachtige zonder scharen, bleek dat individuen uit bevestigd gebied (met lagere populatiedichtheid) meer prooi-soorten van hoger trofisch niveau aten dan individuen uit onbevestigd gebied (met hogere populatiedichtheid).

Homarus spp. staan erom bekend kannibalistisch gedrag te vertonen (Hudon & Lamarche, 1989). Daarnaast eten kreeften ook hun eigen exoskelet op na het verschalen. Dus als er materiaal van een kreeft in het verteringstelsel van een kreeft wordt gevonden hoeft dit niet per definitie op kannibalisme te wijzen. Wickins, et al. (1996) toonden aan dat de Europese kreeft voedsel meeneemt naar zijn hol of schuilplaats en voedselresten op een later tijdstip op eet. De voedselresten trekken tal van andere organismen aan zoals, roeipootkreeftjes en verschillende soorten wormen.

2.8 Mortaliteit veroorzaakt door predatie

In de populatiedynamica slaat de mortaliteit op de sterfte binnen een populatie. Natuurlijke sterfte kan bijvoorbeeld worden veroorzaakt door ziekte, de afwezigheid van een geschikt leefomgeving om zich te vestigen of predatie. Daarnaast kan er sterfte plaatsvinden door menselijke factoren, zoals visserij, vervuiling of het aantasten van de natuurlijke leefomgeving. Predatie is een factor die met name voor de jongere kreeften een belangrijke rol speelt. Over het algemeen wordt deze fase dan ook gezien als de populatie bepalende stap. In dit hoofdstuk bespreken we de mortaliteit veroorzaakt door predatie per levensstadium van de Europese kreeft.

2.8.1 Kreeftenlarven

De meest voorkomende predatoren van kreeftenlarven zijn vissen zoals kabeljauw en haring en tweekleppigen (Butler et al., 2006). De predatiedruk op de larven is over het algemeen vrij hoog al lijkt deze sterk te variëren per gebied. Harding et al. (1982) schatten bijvoorbeeld de overleving van Amerikaanse kreeftenlarven in de wateren van Nova Scotia op minder dan 1%.

2.8.2 Juveniele en volwassen kreeften

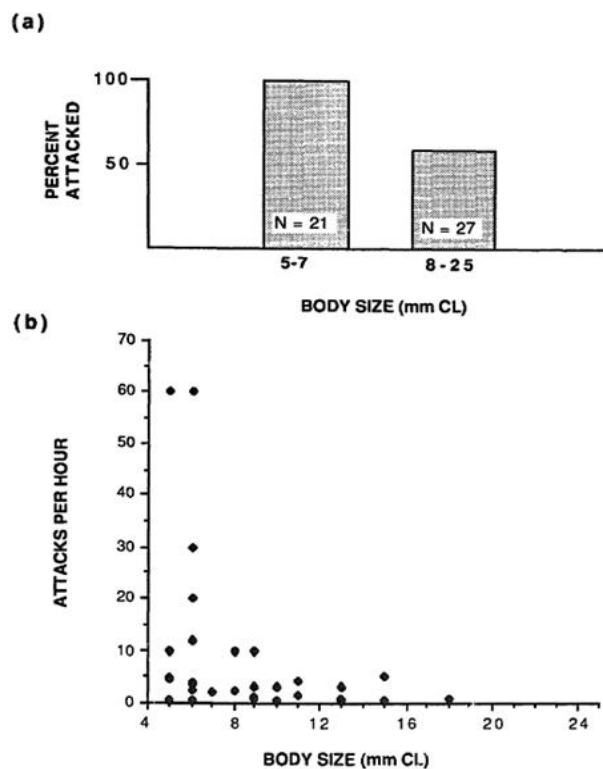
Veldonderzoek naar juveniele Amerikaanse kreeften laat zien dat de kleinste juveniele kreeften erg kwetsbaar zijn voor predatie en dat dit afneemt naarmate de kreeft groter wordt (Wahle en Steneck, 1992). Uit de video-observaties bleek dat 91% van de kleinste juveniele kreeften (5-7 mm kopschildlengte) werd aangevallen door predatoren, terwijl dat voor de grotere juveniele kreeften (8-25 mm kopschildlengte) bij 59% het geval was (Figuur 7). Volgens Ball, et al. (2001) is de dominante predator van juveniele Europese kreeften in intergetijdengebieden aan de westkust in Ierland de strandkrab, *Carcinus maenas*. Er werd echter ook waargenomen dat bodemvissen de vroege benthische juveniele kreeften vaker en sneller aanvielen dan de krabben. Daarnaast wordt ook het dikkopje, *Pomatoschistus minutus*, genoemd als een veelvoorkomend roofdier van juveniele kreeften (Ball et al., 2001). Mercer et al. (2001) onderzochten predatie op juveniele Amerikaanse kreeften. Bijna 100% van de juvenielen die in een gekooide controlegroep zaten overleefde, terwijl overleving in de ongekooide groep 0% was (hoogstwaarschijnlijk als gevolg van predatie). Onder andere strandkrabben en zeekatten werden waargenomen te jagen op de juveniele kreeften, maar bij het analyseren van de maaginhoud van deze predatoren werd geen kreeft teruggevonden. Van der Meeren (2000) onderzocht predatie op juveniele Europese kreeften (12-15 mm kopschildlengte) door het uitzetten van 51 000 gekweekte kreeften met magnetische microtags in Noorwegen. Uit dat onderzoek bleek onder andere dat de gevlekte lipvis, de koekoekslipvis, de kabeljauw, de zeedonderpad en de Noordzee krab predatoren waren van juveniele kreeften. Wahle en Steneck (1992) suggereren dat kreeften vrijwel volledig bestand zijn tegen predatie wanneer ze een kopschildlengte bereiken van ongeveer 60 mm.

2.8.3 Predatie kreeften binnen de Oosterschelde

Er is zover ons bekend geen onderzoek gedaan naar predatie van kreeften in de Oosterschelde. Naar aller waarschijnlijkheid zullen onder andere strandkrabben en zeekatten jagen op de juveniele kreeften. Ook zijn er waarnemingen, gedaan door kreeftenvissers, van zeehonden die kreeften uit vistuigen halen (Persoonlijke communicatie met vissers). Aangezien er een aanzienlijke zeehondenpopulatie in de Oosterschelde aanwezig is, zouden zeehonden een belangrijk effect kunnen hebben op de kreeftenpopulatie.

2.9 Migratie

Migratie is het zich verplaatsen van het ene leefgebied naar een ander leefgebied. Organismen migreren om bijvoorbeeld te ontsnappen aan plaatselijke voedseltekorten, meestal in de winter of het droge seizoen, of om een geschikte voortplantingsplek of -partner te vinden. Migratie kan dus van invloed zijn op de populatiedynamiek van een soort. Zoals al eerder benoemd lijkt de



Figuur 7. De aanvallen van predatoren op juveniele kreeften van verschillende grootteklassen. (a) de x-as weergeeft de kopschildlengte in millimeter. De y-as weergeeft het percentage van de juvenielen dat is aangevallen door predatoren. (b) de x-as weergeeft opnieuw de kopschildlengte in millimeter. De y-as weergeeft het aantal aanvallen per uur op de juvenielen. Een totaal van 37 juvenielen werd aangevallen gedurende de geobserveerde 45.02 uur. Niet alle punten zijn zichtbaar vanwege overlap (Wahle & Steneck, 1992).

kreeftenpopulatie in de Oosterschelde op genetisch niveau te verschillen van andere kreeftenbestanden in de Noordzee (Triantafyllidis et al., 2005). Waarschijnlijk vindt er dus weinig migratie plaats tussen de Oosterschelde en Noordzee. Op meer lokaal niveau, binnen de Oosterschelde, zou er wel migratie kunnen plaatsvinden, tussen bijvoorbeeld diepere en ondiepere delen van de Oosterschelde.

2.9.1 Kreeftenlarven

Tijdens de larvale pelagische stadia, voordat de kreeften zich ergens bentisch vestigen, kunnen de kreeften niet actief naar andere leefgebieden migreren maar worden ze passief honderden kilometers met de stroming meegevoerd. Deze passieve dispersie wijst op een aanzienlijke verspreidingscapaciteit en connectiviteit tussen populaties (Huserbråten et al., 2013; Krone & Schröder, 2011). Het is dan ook niet verassend dat de Noordzeekreeftbestanden van Duitsland, Zuid-Noorwegen, Oost-Engeland en Schotland deel uitmaken van één enkele grote populatie. Alleen de kreeften van de ingesloten Oosterschelde en van Noord-Noorwegen zijn goed te onderscheiden van de Noordzeepopulatie door middel van het vergelijken van mitochondriaal DNA (Triantafyllidis et al., 2005). Allozym-onderzoek laat zien dat Oosterscheldekreeften een genetische verwantschap hebben met kreeften in zuidwest Noorwegen en zuidwest Zweden maar verschillen met andere bestanden in de Noordzee (Jørstad et al., 2005)

2.9.2 Juveniele kreeften

Nadat een kreeft zich heeft gevestigd in een geschikt habitat verlaten juveniele kreeften hun schuilplaatsen nauwelijks (Jensen et al., 2000). Naarmate de kreeften groter worden, gaan ze verder van hun hol af om voedsel te zoeken (Wahle & Fogarty, 2006). Als de kreeften rond de 35 mm zijn verhuizen ze naar grotere holen en spleten maar ze leven doorgaans binnen een beperkt leefgebied (Moland et al., 2011; Skerritt et al., 2015). Bij een merkexperiment van seksueel onvolwassen Europese kreeften (carapax lengte van 50 tot 84 mm) werden gemerkte kreeften vaak binnen 3.8 km van de locatie teruggevonden waar ze voor het eerst waren gevangen (Smith et al., 2001). Daarnaast werd er tijdens dit merkonderzoek een neiging tot offshore-beweging in de grotere kreeften geobserveerd. Dit zou een weerspiegeling kunnen zijn van veranderende habitatvoorkeuren als reactie op toenemende lichaamsgrootte of seksuele rijping (Smith et al., 2001).

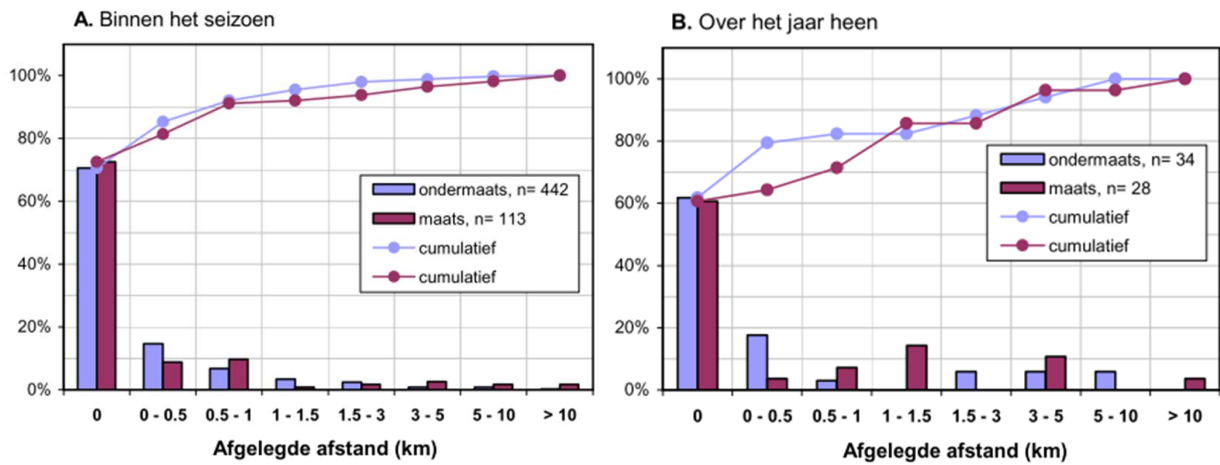
2.9.3 Volwassen kreeften

In tegenstelling tot de beperkte leefgebieden van juveniele Europese kreeften, ondernemen grote, geslachtsrijpe Amerikaanse kreeften van offshore bestanden (nabij de rand van het continentale plat) seizoensgebonden migraties van honderden kilometers naar de kustgebieden (Estrella & Morrissey, 1997; Lawton & Lavalli, 1995). Daarentegen zijn er geen bekende bestanden van Europese kreeften in de buurt van de rand van het continentaal plat, maar grote exemplaren worden enkele tientallen kilometers uit de kust gevonden in geïsoleerde stukken geschikte habitat, waaronder scheepswrakken (Smith et al., 2001). In principe kan de Europese kreeft dus grote afstanden afleggen bij het zoeken naar b.v. voedsel of onderdak, als er tenminste onderweg geschikte leefgebieden zijn (Krone & Schröder, 2011).

2.9.4 Migratie binnen de Oosterschelde

In de Oosterschelde zijn in 2004 en 2005 merkexperimenten met elastieken die net voorbij de scharen werden aangebracht uitgevoerd. Uit dit onderzoek bleek dat de kreeften in de Oosterschelde vrij plaats getrouw zijn en het gebied waar ze zich hebben gevestigd niet zo snel verlaten (van Stralen & Smeur, 2008). De kreeften leken wel vanuit de dijkvoeten naar de geulen te bewegen om daar te foerageren. Deze migratie naar de geulen lijkt vooral plaats te vinden na de verschaling (mei-juni). Of de kreeften vervolgens weer terugkeren naar hun oorspronkelijke schuilplekken of verder uitzwermen over de Oosterschelde is niet duidelijk. In 2006 en 2007 zijn merkexperimenten (van Stralen & Smeur, 2008) uitgevoerd met meer permanente merkjes die ook bij het verschalen zouden moeten blijven zitten. De afgelegde afstand tussen de plaats van uitzetten en de plaats van terugvangst is weergegeven in figuur 8. Uit de cumulatieve curven kan worden afgelezen welke fractie kreeften is

teruggevangen binnen een zekere straal rond de uitzetplaats. Zo blijkt ruim 90% van de terugmeldingen binnen het kreeftenseizoen te hebben plaatsgevonden en binnen een straal van 1000 m rondom de uitzetplaats (figuur 8a). Over het jaar (winter) heen is dat ca. 80% (Figuur 8b). In het zelfde onderzoek zijn er aanwijzingen gevonden dat er in de Oosterschelde sprake is van een netto zeewaartse migratie. Deze uitkomsten waren echter verre van statistisch significant en daarmee slechts indicatief voor een mogelijke netto migratie (van Stralen & Smeur, 2008).



Figuur 8. Afstand tussen de plaats van uitzetten en de terugvangst van maatse en ondermaatse kreeften, waarbij onderscheid is gemaakt tussen A. kreeften die zijn teruggevangen binnen het visseizoen in 2006 en 2007 en B. kreeften die in 2006 zijn uitgezet en in 2007 zijn teruggevangen (van Stralen & Smeur, 2008).

3 De kreeftenpopulatie en kreeftenvisserij in de Oosterschelde

3.1 Ontstaan van de kreeftenpopulatie in de Oosterschelde

De Europese kreeft komt nog maar sinds het eind van de 19e eeuw in Zeeland voor. Voor de afsluiting van het Kreekrak (verbinding tussen de Oosterschelde en Westerschelde) in 1868 konden kreeftenlarven namelijk maar moeilijk overleven in de Oosterschelde. Dit kwam omdat er in de wintermaanden veel zoet water vanuit de rivier de Schelde via de Westerschelde de Oosterschelde instroomde. Nadat het kreekrak afgesloten werd in 1868 en het zoutgehalte in de Oosterschelde langzaam steeg, verbeterde het mariene milieu ten gunste van de kreeft (Havinga, 1921).

Allozym-onderzoek laat zien dat Oosterscheldekreeften een genetische verwantschap hebben met kreeften in zuidwest Noorwegen en zuidwest Zweden maar verschillen met andere bestanden in de Noordzee (Jørstad et al., 2005). Waarschijnlijk is de populatie in Zeeland ontstaan door de aanvoer van larven vanuit de Noordzee, toen de Oosterschelde nog in openverbinding stond met de Noordzee, maar ook door het ontsnappen van kreeften, afkomstig uit Noorwegen en Zweden, uit kreeftenputten en parken. Vooral vroeger werden in Zeeland, speciaal uit Scandinavië, grote hoeveelheden kreeft ingevoerd. Belangrijke invoerplaatsen waren Zierikzee en Yerseke (Havinga, 2021).

Na 1897 steeg het aantal kreeften in de Oosterschelde snel. Voor 1897 werd er slechts een enkele kreeft per jaar gevangen. In 1904 werden er al 390 kreeften gevangen en in 1906 waren dit er al 6980. Voor een deel kan deze snelle stijging waarschijnlijk worden toegeschreven aan het feit dat er steeds meer aandacht kwam voor de kreeftenvisserij (Havinga, 1921). Daarnaast werden de leefomstandigheden in de Oosterschelde ook steeds beter voor de kreeft. Aan het eind van de 19^e eeuw nam het areaal hard substraat in de Zeeuwse delta namelijk toe door het toenemend gebruik van stenen bij het aanleggen en het versterken van dijken. Van nature leven kreeften in een rotsachtige omgeving met holen om te schuilen en de toename van hard substraat heeft zeer waarschijnlijk bijgedragen aan de definitieve vestiging van een kreeftenpopulatie in de Zeeuwse delta (Havinga, 2021). Met de toename van Japanse oesterriffen is het aanbod aan hard substraat als habitat voor net bentische, juveniele kreeften in de laatste decennia verder toegenomen (van Stralen & Smeur, 2008). De kleinere juveniele kreeften kunnen een geschikte schuilplaats vinden tussen de oesterschelpen (Leiva et al., 2021).

3.2 Ontwikkeling van het kreeftenbestand

Kwantitatieve bestandsschattingen voor kreeft in de Oosterschelde worden tot heden niet gemaakt. In 2006-2007 is er onderzoek gedaan naar de ontwikkeling van het kreeftenbestand naar aanleiding van een dalende vangst door kreeftenvissers in de Oosterschelde. Door middel van vangstgegevens die zijn vastgelegd in het Visserijregistratiesysteem (VIRIS) door het ministerie van LNV is er toen naar de ontwikkeling van het kreeften bestand in de Oosterschelde gekeken tussen 2002 en 2007 (van Stralen & Smeur 2008). Tot 2006 werd er een significante daling van 30% in de vangst van kreeften met fuiken en korven gesignaleerd. In 2007 werden verbeterde kreeftenvangsten genoteerd. Dat de visserij een rol speelde in de daling van de kreeftenvangst voor 2007 zou kunnen worden afgeleid uit het feit dat aan het eind van het visseizoen de vangsten in de traditionele visgebieden daalden terwijl buiten de visgebieden er nog wel voldoende kreeften konden worden gevangen. De visserij-inspanning zou kunnen zijn toegenomen door 1) toename van het aantal actieve vissers en 2) de inzet van mogelijk meer efficiëntere vistuigen door de vissers die al actief waren (van Stralen & Smeur 2008).

3.3 Ontstaan van de kreeftenvisserij

Rond 1906 begon men roggennetten en korven te gebruiken om actief op kreeften te vissen. Er werd toen ook al aangedrongen op het vaststellen van een vaste gesloten periode voor de

kreeftenvisserij en op de bescherming van zaadkreeften. De jaarlijkse vangsten kenden namelijk sterke schommelingen en het effect van een hoge visserijintensiteit op de populatie werd al snel opgemerkt. In 1909 werd er beslist dat de kreeftenkorven onder de vaste vistuigen vielen, waarvoor een vergunning nodig was. De visserij met kreeftenkorven werd alleen opengesteld van 1 mei tot 15 juni en van 1 augustus tot 15 september. De kreeften moesten een minimum maat hebben van 25 cm in de totale lengte. In 1911 werd het kreeftenseizoen vastgesteld tussen 31 maart en 15 juli. De vereiste minimum kopschild lengte werd vastgesteld op 11 cm (Havinga, 1921). Door het vroegtijdig invoeren van wettelijke bepalingen nam de kreeftenproductie snel toe. Interessant is ook om na te gaan welke invloed de steeds vermeerderende intensiteit, waarmee de kreeftenvisserij werd uitgevoerd, had op de gemiddelde grootte van de gevangen exemplaren. In 1906, toen de commerciële kreeftenvisserij net een serieuze vorm van visserij werd, was het gemiddelde gewicht van aangelande kreeften 1.7 kg. In 1907, was dit 1.2 kg en in de jaren 1908, 1909 en 1910 daalde het gemiddelde gewicht van een aangelande kreeft tot respectievelijk 1, 0.75 en 0.65 kg (Havinga, 1921). Tegenwoordig ligt de toegestane kopschildlengte voor aangelande kreeften op 8.7 cm. In 2006-2007 werd met behulp van logboekgegevens het gemiddelde gewicht van een kreeft met een kopschildlengte van 8.7 cm geschat op 0.84 kg (van Stralen & Smeur, 2008).

Ondanks de jaarlijkse schommelingen in de kreeftenproductie floreerde de kreeftenvisserij in de Oosterschelde voor een lange tijd. Dit werd in één klap anders door de zeer strenge winter van 1962/63. Deze winter zorgde voor een extreem sterke daling van de kreeftenpopulatie. Na deze strenge winter was de vangst van een Oosterscheldekreeft voor een lange tijd een zeldzaamheid. Voor zover bekend heeft in deze periode alleen in de Kom van de Oosterschelde een kleine populatie zich weten te handhaven. Het duurde tot het einde van de jaren 80 voordat de populatie zich herstelde en met het herstel van de populatie ook de kreeftenvisserij. Doordat de huidige populatie voortkomt uit de kleine kreeftenpopulatie die de winter van 1962/63 heeft overleefd, en er waarschijnlijk een gelimiteerde uitwisseling van kreeftenlarven is tussen de Oosterschelde en de Noordzee, is er weinig variatie in de DNA-structuur van de Oosterscheldekreeft in vergelijking met kreeften elders in Europa (van Stralen & Smeur, 2008). De Oosterscheldekreeft heeft wel een genetische verwantschap met kreeften uit zuidwest Noorwegen en zuidwest Zweden (Jørstad et al., 2005). Dit zou er op kunnen wijzen dat de kleine kreeftenpopulatie na de winter van 1962/63 zich ook vermengt heeft met kreeften afkomstig uit deze gebieden. Het is mogelijk dat Noorse en Zweedse kreeften zijn uitgezet of ontsnapt uit kreeftenputten rondom de Oosterschelde.

3.4 De huidige kreeftenvisserij

Met het herstel van het kreeftenbestand in de negentiger jaren werd het ook weer lonend om op kreeft te vissen en zijn de vangsten weer toegenomen. Veel vissers zijn zich daarbij gaan toeleveren op de vangst van kreeft als aantrekkelijk alternatief voor de teruglopende vangsten in de palingvisserij. Sinds 2002 moeten vissers een elektronisch logboek (ERS-lite) bijhouden waarin ze binnen 24-uur na een visreis informatie noteren over de gebruikte vistuigen en over de aangelande kreeften (zie voor meer informatie over deze data: Bleijenberg, 2023).

3.4.1 Vistuigen

Afhankelijk van het habitat, de diepte, de stroomsterkte en de persoonlijke voorkeur van de visser worden er verschillende soorten vistuigen gebruikt om kreeften in de Oosterschelde te vangen.

3.4.1.1 Fuiken

Een fuik is een vistuig bestaande uit een om hoepels of raamwerk gespannen net, voorzien van één of meer vernauwingen (inkelingen) en aan de voorzijde al dan niet voorzien van één of twee stukken recht schutwant (vleugels) (Wijsman & Goudswaard, 2015). Voor de vangst van kreeft wordt vaak gebruik gemaakt van schietfuiken (Figuur 9). Schietfuiken zijn kleine fuiken (tot ca. 1 m hoog) die in rijen achter elkaar worden gebonden. De schietfuiken worden met stokken of ankers op de zeebodem verankerd en in positie gehouden. Schietfuiken kunnen vrij gemakkelijk op wisselende locaties op de bodem van open wateren uitgezet worden. Schietfuiken worden traditioneel gebruikt voor de vangst van paling en hebben daarom een nauwe maaswijdte (16-20 mm volle maas). Voor specifiek de visserij op kreeft worden ook schietfuiken met een grotere maaswijdte (36-50 mm) gebruikt (van

Stralen & Smeur 2008). Schietfuiken die permanent onder de laagwaterlijn staan zijn vrijgesteld van het gebruik van een keerwant (Wijsman & Goudswaard, 2015). Keerwanten, worden gebruikt om te voorkomen dat zeehonden die de fuien in zwemmen verdrinken. De reden dat permanent onderwater staande fuien geen keerwant hoeven te hebben, is dat het gebruik van een keerwant leidt tot 28% minder vangst van met name zeebaars en kreeft (Wijsman & Goudswaard, 2015).

3.4.1.2 Korven

Kreeftenkorven, ook wel kooien genoemd, worden meestal in een lange lijn, met een anker aan de bodem bevestigd (Figuur 9). Het voordeel van korven is dat ze minder gevoelig zijn voor beschadigingen dan fuien waardoor vistuigen ook op plekken met bijvoorbeeld veel Japanse oesters kunnen worden geplaatst. De korven worden van aas (meestal een stuk vis) voorzien om de kreeften te lokken. Er is nauwelijks bijvangst van vis en een beperkte bijvangst van Noordzeekrabben (Rozemeijer et al., 2021; van Stralen & Smeur, 2008; Wijsman & Goudswaard, 2015).

3.4.1.3 Kubben

Een kub is een kleine fuik met minimaal twee inkelingen zonder vleugels of schutwant die wordt opgehouden door hoepels en twee horizontaal geplaatste stokken (Figuur 9). Kubben worden in een rij, aan een lijn op de zeebodem verankerd. De diameter van de grootste hoepel bedraagt maximaal 0,6 meter (van Bentum, 2014). Er geldt geen keerwantverplichting voor kubben.



Figuur 9. Verschillende type vaste vistuigen gebruikt bij het vissen op kreeft, links fuien, in het midden korven en rechts kubben.

3.4.1.4 Staand want

Staand want wordt traditioneel vooral gebruikt voor de vangst van zeebaars, harders, bot en tong, maar is ook geschikt om kreeft mee te vangen. Een staand want is een vistuig bestaande uit een dun netwerk van rechtop staande netten waarin de vis zich verstrikt. De gebruikte maaswijdtes liggen daarbij tussen 11 en 14 cm (van Stralen & Smeur, 2008). De visserij op tong en kreeft vindt in de niet-droogvallende delen (sublitoraal) plaats. De netten worden in het algemeen binnen een dag na het uitzetten weer opgehaald (Wijsman & Goudswaard, 2015).

3.4.1.5 Sleepnet

Er is één vergunninghouder voor sleepnetvisserij die nog met een garnalentuig met klossenpees actief op kreeften vist. Er wordt dan langs en over de dijkvoet gevist (van Stralen & Smeur, 2008).

3.4.2 Vergunningen

Voor de visserij op kreeft is een vergunning in het kader van de visserijwet nodig. In deze vergunning wordt onderscheid gemaakt tussen de zogenaamde vrije vergunningen en de huurovereenkomsten voor visvakken. Bij de vrije vergunningen krijgt de vergunninghouder het recht om met een bepaald vistuig (fuien, korven, staand want, sleepnet) op de vrije gronden te vissen. Binnen deze standaardvergunning mogen er maximaal 180 fuien, kubben of korven worden gezet. Deze gebieden zijn in principe ook toegankelijk voor andere houders van vergunningen voor de vrije gronden (gemene weide visserij). Voor visvakken heeft de vergunninghouder het alleenrecht om op de vergunde locatie te vissen, met daarbij omschreven hoeveel en welk(e) vistuig(en). Er zijn een kleine 60 visvakken verhuurd. Een aantal vissers op de Oosterschelde beschikken over meerdere vergunningen, al dan niet in combinatie met één of meerdere visvakken. De Staat der Nederlanden is als eigenaar van de gronden bevoegd om via het Ministerie van EZ de visvergunningen (zowel voor de

vaste vistuigvakken als de vrije gronden) uit te geven (van Stralen & Smeur, 2008; Wijsman & Goudswaard, 2015).

3.4.3 Visseizoen en minimummaat

De visserij op kreeft is tegenwoordig gebonden aan een visseizoen dat loopt van 1 april tot 15 juli. Kreeften die buiten het seizoen worden gevangen moeten direct weer in zee worden teruggezet. Daarnaast is het niet toegestaan om ondermaatse, ei-dragende vrouwtjes of zachte kreeften te verplaatsen of aan te voeren. De minimummaat van kreeft wordt bepaald door de lengte van het kopschild. In de Oosterschelde moet de afstand tussen de achterzijde van de oogkas en de achterzijde van het kopschild moet daarbij minimaal 87 mm bedragen (van Stralen & Smeur, 2008).

4 Discussie

De intentie van deze literatuurstudie was om een bondig overzicht te geven van wat er bekend is over de ecologie en biologie van de Europese zeekeeft. Door kennis op te doen over de ecologie en biologie van de Europese kreeft en deze kennis te exploreren naar het bestand in de Oosterschelde kunnen we meer leren over hoe verschillende factoren zoals, groei, reproductie, sterfte (o.a. predatie), verspreiding en eventuele migratie de populatiedynamiek in de Oosterschelde zouden kunnen beïnvloeden. Deze kennis is belangrijk met het oog op een duurzame visserij- en bestandbeheer. Naast een algemeen kennisoverzicht van de Europese zeekeeft hebben we ook gekeken naar wat voor een onderzoek er eerder is gedaan naar zeekeeft in de Oosterschelde. In de discussie gaan we verder in op wat de, in deze literatuurstudie gebundelde, kennis betekend voor de populatiedynamiek in de Oosterschelde. Welke kennis is er al wel, waar zitten er gaten en wat zijn de mogelijkheden voor vervolgonderzoek.

4.1 Populatiedynamiek in de Oosterschelde

Onder populatiedynamiek verstaan we veranderingen in aantallen maar ook veranderingen in de verhouding mannetjes en vrouwtjes en de grootteverdeling. Het aantal individuen van een soort dat kan leven in een bepaald gebied is een af- en optelsom van verschillende factoren die meestal worden onderverdeeld in mortaliteit (sterfte), reproductie en migratie. Deze factoren worden dan weer beïnvloed door allerlei omgevingsfactoren zoals de aanwezigheid van predatoren, het voedselaanbod of schommelingen in abiotische factoren zoals watertemperatuur of zuurstofgehalte. In de huidige literatuurstudie zien we dat er vrij veel biologische en ecologische kennis beschikbaar is over de Europese kreeft (*Homarus gammarus*) die ons wat kan vertellen over factoren en processen die een rol kunnen spelen in de populatiedynamiek van het kreeftenbestand in de Oosterschelde. In de onderstaande paragrafen bespreken we het belang van een aantal facetten van populatiedynamica waaronder, migratie, de grootte- en leeftijdsverdeling (groei en reproductie), en de mortaliteit, en hoe deze facetten beïnvloed kunnen worden door natuurlijke factoren. Daarnaast bespreken we hoe menselijk ingrijpen mogelijk invloed kan hebben op de populatiedynamiek van kreeften in de Oosterschelde.

4.1.1 Populatiedynamiek en natuurlijke factoren

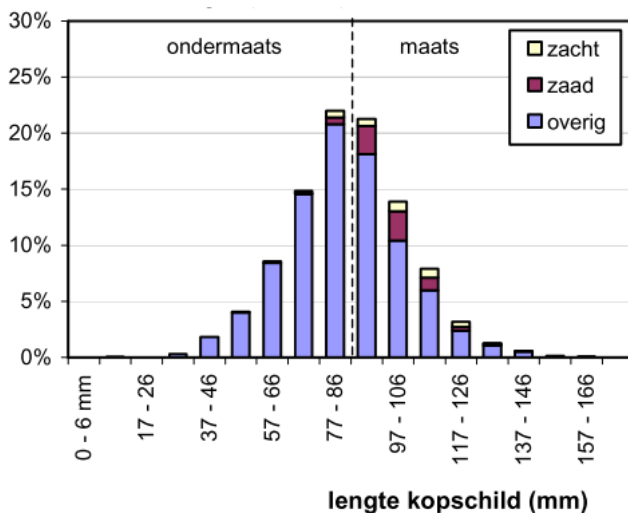
4.1.1.1 Connectiviteit en migratie

Allereerst weten we dat de populatie in de Oosterschelde weinig connectiviteit heeft met andere Europese zeekeeftpopulaties. Allozym-onderzoek laat zien dat Oosterscheldekreeften een genetische verwantschap hebben met kreeften in zuidwest Noorwegen en zuidwest Zweden maar verschillen met andere bestanden in de Noordzee (Jørstad et al., 2005). Ook mitochondriaal DNA onderzoek laat zien dat de kreeften van de Oosterschelde, en van noord Noorwegen, goed te onderscheiden zijn van de Noordzeepopulatie en dat de genetische variatie binnen de populatie relatief laag is (Triantafyllidis et al., 2005). Dit betekend dat er weinig uitwisseling van kreeften is tussen de Oosterschelde en de Noordzee en er dus geen grootschalige migratie plaatsvindt.

Binnen de Oosterschelde lijken de kreeften vrij honkvast te zijn, ze blijven vaak dichtbij hun schuilplaats. Er zijn wel aanwijzingen dat kreeften naar de diepere geulen migreren na het verschalen om daar te foerageren. Daarnaast zou er mogelijk sprake zijn van een netto zeewaartse migratie (van Stralen & Smeur, 2008). Deze uitkomsten waren echter verre van statistisch significant. Het onderzoeken van migratiepatronen met behulp van merkexperimenten blijkt lastig te zijn, doordat kreeften hun merkjes vaak verliezen. In de toekomst zou akoestische telemetrie een uitkomst kunnen bieden om meer inzicht te krijgen in lokale seizoensgebonden, of leeftijdsgebonden migratie. De migratiepatronen binnen de Oosterschelde kunnen interessant zijn om de populatiedynamiek op kleine schaal beter te begrijpen maar zullen van minder groot belang zijn als men naar de hele Oosterschelde populatie kijkt.

4.1.1.2 Reproductie, groei en de grootte- en leeftijdsverdeling

Bij veel soorten is lichaamsgrootte één van de belangrijkste eigenschappen van een individueel organisme. Het bepaalt tot een grootte mate het type en de sterkte van ecologische interacties die een individu heeft en het beïnvloedt de meeste, zo niet alle, belangrijke "life-history" processen, waaronder voedselkeuze, foerageercapaciteit, groei, ontwikkeling, voortplanting en sterfte (De Roos et al., 2003). Een grotere kreeft heeft bijvoorbeeld een ander dieet dan een kleinere juveniele kreeft (Hallböck & Waren, 1972; Sainte-Marie & Chabot, 2002) en grotere kreeften lopen minder risico om ten prooi te vallen aan een roofdier (Wahle & Steneck, 1992). Daarnaast hangt de grootte van de kreeft ook samen met de geslachtsrijpheid. Een vrouwelijke kreeft bereikt geslachtsrijpheid wanneer het kopborststuk ongeveer een lengte heeft van 80 mm (Holthuis, 1991; Tully et al., 2001; van Stralen & Smeur, 2008). Omdat ecologische interacties en "life-history" processen afhankelijk zijn van de grootte van een kreeft is het noodzakelijk om een goed beeld te hebben van de grootte- leeftijdsverdeling binnen een populatie. Deze verdeling kan namelijk iets zeggen over het functioneren van een populatie. Veranderingen in de grootte- en leeftijdsverdeling kunnen het gevolg zijn van natuurlijke processen (De Roos et al., 2003). Zo kan het zijn dat er bijvoorbeeld, al dan niet tijdelijk, een verminderde groei is onder juveniele kreeften vanwege voedselgebrek wat kan leiden tot een algehele verschuiving van de grootteverdeling naar kleinere kreeften. Regionale en temporele variabiliteit in groei en ontwikkeling bij kreeften wordt grotendeels toegeschreven aan heterogeniteit in de omgeving over de tijd. Voorbeelden van bekende omgevingsfactoren die de groei kunnen beïnvloeden zijn watertemperatuur, lichtintensiteit, voedselbeperking, omgevingssubstraat of intraspecifieke interacties.



Figuur 10. Grootteverdeling van kreeften gevangen met de verschillende vistuigen in 2006 en 2007, onderverdeeld naar zaaddragende, zachte kreeften en de overige kreeften (van Stralen & Smeur, 2008).

Kwantitatieve bestandsschattingen voor kreeft in de Oosterschelde worden tot heden niet gemaakt. In 2006-2007 is er van 5344 kreeften in de Oosterschelde de kopschildlengte gemeten. De grootteverdeling van deze metingen zijn weergegeven in figuur 10 (van Stralen & Smeur, 2008). Om eventuele temporele variabiliteit en veranderingen in de grootteverdeling en de populatiedynamiek vast te kunnen stellen zijn er echter gegevens nodig over meerdere jaren.

4.1.1.3 Mortaliteit

Sterfteschattingen zijn een essentieel onderdeel van het beoordelen van het functioneren van een populatie. Kreeftenbestanden vertonen doorgaans een zeer hoge mortaliteit tijdens de levensfasen van larven en jonge dieren (vaak meer dan 99%), gevolgd door lagere sterftcijfers tijdens het volwassen leven (Harding et al., 1982; Wahle & Steneck, 1992). De meeste onderzoeken houden zich echter bezig met sterfte bij volwassen dieren. Natuurlijke sterfte treedt op als gevolg van bijvoorbeeld predatie, ziekte, parasitisme, voedsel te kort en vele andere mogelijke oorzaken.

Er is weinig bekend over de natuurlijke sterfte die optreedt in het kreeftenbestand van de Oosterschelde. In deze literatuurstudie is vooral ingegaan op sterfte veroorzaakt door predatie omdat hier simpelweg het meest over bekend is. Toch is ook hier onduidelijkheid over. Natuurlijke sterfte van kreeftenlarven en juveniele is hoog maar hoe hoog is niet eerder onderzocht voor de populatie in de Oosterschelde. Ook over de predatie van grotere volwassen kreeften is nog steeds veel onduidelijk. Zo zijn er bijvoorbeeld observaties van zeehonden die actief jagen op kreeften in vistuigen (Persoonlijke communicatie vissers). Hoeveel kreeften er daadwerkelijk ten prooi vallen aan zeehonden is niet duidelijk. Video-observaties zouden een uitkomst kunnen bieden om roofdieren van juveniele en

volwassen kreeften te identificeren. Dit type onderzoek is eerder uitgevoerd bij Amerikaanse kreeften, waarbij kreeften, die door middel van nylon-draden of het aaneenbinden van poten niet in staat waren ver weg te bewegen, werden gevolgd met onderwatercamera's en roofdieren werden geïdentificeerd (Wahle & Steneck, 1992).

Naast predatie zijn er nog vele andere natuurlijke factoren die voor sterfte kunnen zorgen, bijvoorbeeld ziekte. Er zijn relatief weinig studies gedaan naar ziekteverwekkers en parasieten bij de Europese kreeft. Bekende ziektes onder Europese kreeften zijn bijvoorbeeld, de bacteriële ziekte gaffkemia, ook wel "rode staart" ziekte genoemd, "kreeftenluis" veroorzaakt door een parasitaire roeipootkreeft die zich op kreeftenkieuwen vestigt en het schaalziekte syndroom waarbij zwarte plekken op de schaal ontstaan door bacteriën (Davies & Wootton, 2018). Voor zover bij ons bekend zijn geen van deze ziekten eerder vastgesteld bij kreeften in de Oosterschelde. Wel zijn er door verschillen kreeftenvissers meldingen gedaan van een aantal opvallende maar onverklaarbare sterftegevallen bij kreeften. Bij deze kreeften kon echter geen van de drie eerder genoemde ziekteveroorzakers worden gevonden.

4.1.2 Mogelijke effecten menselijk handelen op populatiedynamiek

4.1.2.1 Mogelijke effecten visserij

De kreeftenpopulatie in de Oosterschelde is nooit vrij geweest van enige mate van visserij. Hierdoor is het moeilijk te achterhalen hoe de populatie eruit zou zien als er niet op gevestigd zou worden. Het beheersen van de visserijsterfte één van de meest gangbare praktijken binnen visserijbeleid. Visserijsterfte kan worden beheerst via bijvoorbeeld het stellen van lengtelimieten, gesloten seizoenen, gesloten gebieden of beperkingen op de visserij-inspanning. De kreeftenvisserij in de Oosterschelde is hier een goed voorbeeld van. Het visseizoen op kreeft in de Oosterschelde is vastgesteld van de laatste donderdag van maart tot en met 15 juli. Daarnaast zijn er strenge aanlandingsregels waarbij kreeften een minimale kopschildlengte moeten hebben van 8.7 cm en vrouwtjes niet zaaddragend mogen zijn.

In het verleden is er al eens ondervonden dat een te hoge visserij-intensiteit kan leiden tot een te sterke daling in de populatiegrootte (Havinga, 1921) en ook nu zijn er vissers die vraagtekens hebben bij de huidige visserij-intensiteit (Persoonlijke communicatie met vissers). In een onderzoek uit 2008 (van Stralen & Smeur 2008), naar de ontwikkeling van het kreeftenbestand in de Oosterschelde, kon een afname in vangsten niet statistisch worden aangetoond. In hoeverre een afname van de vangsten echter werd gemaskeerd doordat er intensiever werd gevestigd, kon door het ontbreken van langjarige gegevens over de visserij-inspanning niet goed worden onderzocht. Wel werd opgemerkt dat de vangsten aan het eind van het kreeftenseizoen, in zowel 2006 als 2007, daalden. Dit zou een aanwijzing kunnen zijn dat het visbare deel van het bestand op dat moment uitgeput raakte. Om een goed beeld te krijgen van de ontwikkeling van het kreeftenbestand over de tijd wordt het daarom aangeraden om naast vangsten ook de daarbij ingezette visserij- inspanning meer routinematig te monitoren (van Stralen & Smeur 2008).

De grootte- en leeftijdsverdeling van populaties kunnen substantieel worden beïnvloed door visserij (van Stralen & Smeur 2008). In de Oosterschelde zou de kreeftenvisserij invloed kunnen hebben op de verhouding maatse mannetjes en vrouwtjes, aangezien de grotere mannetjes uit de populatie worden gehaald en de grotere zaaddragende vrouwtjes langer in de populatie blijven. Dit zou een probleem kunnen vormen omdat, uit onderzoek naar de Amerikaanse kreeft, blijkt dat kleinere mannetjes waarschijnlijk niet met grotere vrouwtjes paren en dat ze daarnaast minder sperma overdragen (Gosselin et al., 2003). Dit zou kunnen resulteren in het verlagen van de kans dat grotere vrouwtjes zaaddragend worden, terwijl grotere vrouwtjes relatief meer nakomelingen kunnen voortbrengen dan de kleinere vrouwtjes (Tully et al., 2001).

Naast de kreeftenvisserij zelf, zijn er nog allerlei andere vormen van visserij die mogelijk van invloed zouden kunnen zijn op het kreeftenbestand. Bijvoorbeeld, als schelpdieren, zoals mosselen of oesters, door kwekers worden weggevestigd kan dit leiden tot habitatverstoring of het wegvangen van jonge kreeften. Er zijn kreeftenvissers die verwachten dat de oestervisserij een negatieve impact heeft op de kreeftenpopulatie (van Stralen & Smeur, 2008). Naast bijvangst in de schelpdierkweek kunnen kreeften als bijvangst in de garnalensleepnetten terecht komen en worden aangeland. Naast de legale visserij door vissers met een vergunning binnen het kreeftenseizoen, wordt er vaak ook gewezen op mogelijke effecten van stroperij (Persoonlijke communicatie met vissers). Hoeveel stroperij er

daadwerkelijk plaatsvindt is lastig in kaart te brengen, waardoor het effect hiervan moeilijk is in te schatten.

Rondom de Oosterschelde wordt niet alleen gehandeld in Europese zeekeeft uit de Oosterschelde maar, om aan de vraag te voldoen, ook in Europese kreeft uit bijvoorbeeld Schotland en Amerikaanse kreeft uit bijvoorbeeld Canada. Het komt wel eens voor dat er een Amerikaanse kreeft wordt gevonden in de Oosterschelde (Persoonlijke communicatie met vissers). Het introduceren van Europese kreeften uit andere bestanden of het introduceren van Amerikaanse kreeften kunnen moeilijk te voorspellen gevolgen hebben voor de huidige populatie. Zo kunnen de geïntroduceerde kreeften ziekten met zich meebrengen (Davies & Wootton, 2018) en kunnen de Amerikaanse en Europese kreeft bij kruising hybriden produceren.

4.1.2.2 Mogelijke effecten lokale omgevingsfactoren

Aangezien de Oosterschelde als ecosysteem voortdurend verandert ten gevolgen van natuurlijke processen maar ook door menselijke druk en ingrijpen, blijven de bestanden en de visserij niet onaangetast. Sinds de bouw van de kering is de Oosterschelde sterk veranderd, zoals al eerder genoemd, waarschijnlijk in het voordeel van de kreeft. Linnane et. al (2000) toonden aan dat larven die van het pelagische stadium naar het benthische stadium gaan zich graag vestigen tussen mosselschelpen en Leiva et al., 2021 toonde aan dat de openingen tussen oesterschelpen geschikte schuilplaatsen vormen voor de kleinere juveniele kreeften. De natuurlijke, of voor commerciële doeleinde aangelegde, mossel- en oesterbedden in de Oosterschelde zouden dus een belangrijke rol kunnen spelen in het vroege benthische stadium van kreeften.

De vooroevers van dijken in de Oosterschelde worden verstevigd met onder andere staalslakken en breuksteen. Er waren in het verleden zorgen over mogelijke uitlogingseffecten van zware metalen uit de staalslakken en breukstenen. Eerder onderzoek geeft echter geen duidelijke uitkomst van de aan- of afwezigheid van directe uitlogingseffecten van zware metalen uit staalslakken op kreeften (Tangelder et al., 2015). De dicht gepakte massa staalslakken kan wel nadelige invloed hebben op de beschikbaarheid aan schuilplaatsen voor grotere dieren en wellicht weer een positief effect hebben op de kleinere juveniele dieren.

4.1.2.3 Mogelijke effecten klimaatverandering

De verwachting is dat met het veranderende klimaat het zeewater ook mee opwarmt. Sinds 1900 is voor de Nederlandse kust een opwarming van 1,0-1,5 graden Celsius gemeten (Zandvoort et al., 2019). Als deze trend doorzet (+1 °C) dan verandert in de aankomende eeuw de zeewatertemperatuur naar de temperatuur zoals die nu bij Normandië normaal is. De verwachte watertemperatuurstijging, zal weerslag hebben op de waterkwaliteit, primaire productie, de bodemdieren en de vissen. Er zijn verschillende onderzoeken die aantonen dat de lokale watertemperatuur van invloed is op het rekruteringssucces van kreeften (Aiken & Waddy, 1986; Sheehy & Bannister, 2002). Een hoog gemiddelde watertemperatuur kan er voor zorgen dat de vrouwtjes de eitjes minder lang bij zich dragen en de larven sneller uitkomen (Schmalenbach & Franke, 2010). Een gemiddelde stijging van de watertemperatuur hoeft echter niet te betekenen dat de watertemperatuur ook hoger is op het moment dat de larven uitkomen. Het is waarschijnlijk dat de larven de larvale stadia doorlopen bij lagere seizoenstemperaturen waardoor ze meer tijd nodig zullen hebben voor de metamorfose naar het benthische stadium (Schmalenbach & Franke, 2010). Omdat de larven in de waterkolom erg kwetsbaar zijn voor predatie, kan het verlengen van het larvale stadium ertoe leiden dat er uiteindelijk minder individuen het benthische stadium bereiken. Daarnaast kan het verschuiven van het uitkomen van de larven voor een mismatch zorgen met de aanwezigheid van geschikt voedsel. Het dieet van kreeftenlarven omvat een grote verscheidenheid aan fyto- en mesoplankton, zoals calanoïde roeipootkreeftjes (Annis, 2004). Onderzoek in 2010 in Noorwegen liet zien dat daar het uitkomen van de larven momenteel lijkt samen te vallen met optimale voedselomstandigheden voor de ontwikkeling van de larven. Aangezien verwacht wordt dat niet alle trofische niveaus op dezelfde manier en in hetzelfde tempo zullen reageren op een snelle klimaatverandering zou dit in de toekomst kunnen veranderen, wat de ontwikkeling van de larven zou belemmeren (Schmalenbach & Franke, 2010).

5 Conclusie

Voor een duurzaam bestandsbeheer van de Oosterscheldekreeft is er informatie nodig over, onder andere, de groei, reproductie, sterfte (o.a. predatie), verspreiding en eventuele migratie van de kreeft. Er is vrij veel biologische en ecologische kennis beschikbaar over de Europese kreeft (*Homarus gammarus*). Deze kennis kan veel vertellen over factoren en processen die een rol kunnen spelen in de populatiedynamiek van het kreeftenbestand in de Oosterschelde. Het huidige literatuuronderzoek maakt echter ook duidelijk dat er nog veel kennis ontbreekt om daadwerkelijk iets te kunnen zeggen over de bestandsontwikkeling.

Meerjarige en routinematige monitoring is nodig om inzicht te krijgen in ontwikkelingen in onder andere de dichtheid, grootte- en sekseverdeling en de visserijinspanning. Ontwikkelingen in de populatiedynamiek van de kreeft kunnen de basis vormen voor kreeftenvissers bij het nemen van beslissingen met betrekking tot de planning en uitvoering van hun visserijactiviteiten. Met het oog op een veranderende maatschappij waarin de roep op duurzame visserij steeds groter wordt en het veranderen van klimaat en leefomgeving van de kreeften wordt het bijhouden van visbestanden steeds belangrijker. Naast meer onderzoek aan visserij en bestandsontwikkeling is het ook raadzaam meer aandacht te geven aan de populatie dynamische factoren zoals sterfte door predatie en effecten van klimaatverandering of het storten van staalslakken.

Het verkrijgen van accurate vangstinformatie is over het algemeen een kostbaar en arbeidsintensief proces. Zeker voor een kleinschalige visserij, zoals de Zeeuwse kreeftenvisserij, wegen de kosten al snel niet meer op tegen de baten. Automatisering van dit proces, waarbij de sector zelf in controle is, zou het verzamelen en beheer van gegevens een stuk efficiënter kunnen maken. Binnen het LobStAR project wordt er gewerkt aan een geautomatiseerd vangstregistratiesysteem, het zogenaamde "CatchCam" -systeem. Het doel van dit systeem is om op termijn lange tijdreeksgegevens te ontwikkelen van de kreeftenvangsten en de bijbehorende visinspanning. Hiermee zou er meer inzicht komen in hoe de kreeftenpopulatie zich ontwikkelt.

6 Kwaliteitsborging

Wageningen Marine Research beschikt over een ISO 9001:2015 gecertificeerd kwaliteitsmanagementsysteem. De organisatie is gecertificeerd sinds 27 februari 2001. De certificering is uitgevoerd door DNV.

7 Literatuur

- Agnalt, A. L. (2008). Fecundity of the European lobster (*Homarus gammarus*) off southwestern Norway after stock enhancement: Do cultured females produce as many eggs as wild females? *ICES Journal of Marine Science*, 65(2), 164–170. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm184>
- Atema, J., & Voigt, R. (1995). Behavior and Sensory Biology. In *Biology of the Lobster*. Woodhead Publishing Limited. <https://doi.org/10.1016/b978-012247570-2/50035-9>
- Ball, B., Linnane, A., Munday, B., Browne, R., & Mercer, J. P. (2001). The effect of cover on in situ predation in early benthic phase European lobster *Homarus gammarus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81(4), 639–642. <https://doi.org/10.1017/S0025315401004301>
- Beard, T. W., & McGregor, D. (1991). Storage and care of live lobsters. *Laboratory Leaflet (Revised)*, 66(66), 1–27.
- Bleijenberg, J. (2023). Samenvatting databronnen kreeften Oosterschelde: Inventarisatie bestaande bronnen en beoordeling van hun geschiktheid voor het maken van een bestandsschatting. Wageningen Marine Research rapport C025/23
- Bushmann, P. J., & Atema, J. (1997). Shelter sharing and chemical courtship signals in the lobster, *Homarus americanus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54(3), 647–654. <https://doi.org/10.1139/cjfas-54-3-647>
- Butler, M. J., Steneck, R. S., & Herrnkind, W. F. (2006). Juvenile and Adult Ecology. Lobsters: biology, management, aquaculture and fisheries. In *Lobsters: Biology, Management, Aquaculture and Fisheries*. Carlberg, J. M., & van Olst, J. C. (1977). *Methods for Culturing the American Lobster (Homarus Americanus)*. Jrd Meeting of the I.C.E.S. Working Group on Mariculture~ Brest, France.
- Childress, M. J., & Jury, S. H. (2006). Behaviour. In *Lobsters: Biology, Management, Aquaculture and Fisheries*. <https://doi.org/10.1002/9780470995969.ch3>
- Cockcroft, A. C., & Goosen, P. C. (1995). Shrinkage at moulting in the rock lobster *Jasus lalandii* and associated changes in reproductive parameters. *South African Journal of Marine Science*, 16(1), 195–203. <https://doi.org/10.2989/025776195784156557>
- Davies, C. E., & Wootton, E. C. (2018). Current and emerging diseases of the European lobster (*Homarus gammarus*): a review. *Bulletin of Marine Science*, 94(3), 959–978. <https://doi.org/10.5343/bms.2017.1142>
- De Roos, A. M., Persson, L., & McCauley, E. (2003). The influence of size-dependent life-history traits on the structure and dynamics of populations and communities. *Ecology Letters*, 6(5), 473–487. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00458.x>
- Derby, C. D., & Atema, J. (1981). Selective improvement in responses to prey odors by the lobster, *Homarus americanus*, following feeding experience. *Journal of Chemical Ecology*, 7(6), 1073–1080. <https://doi.org/10.1007/BF00987629>
- Eagles, M. D., Aiken, D. E., & Waddy, S. L. (1984). Effect of Food Quality and Feeding Schedule on Survival, Growth and Development of Larval American Lobsters Fed Frozen Adult Brine Shrimp. *J. World Maricul. SOC*, 15, 142–143.
- Estrella, B. T., & Morrissey, T. D. (1997). Seasonal movement of offshore American lobster, *Homarus americanus*, tagged along the eastern shore of Cape Cod, Massachusetts. *Fishery Bulletin*, 95(3), 466–476.
- Galparsoro, I., Borja, Á., Bald, J., Liria, P., & Chust, G. (2009). Predicting suitable habitat for the European lobster (*Homarus gammarus*), on the Basque continental shelf (Bay of Biscay), using Ecological-Niche Factor Analysis. *Ecological Modelling*, 220(4), 556–567. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.11.003>
- Guest, M. A., Frusher, S. D., Nichols, P. D., Johnson, C. R., & Wheatley, K. E. (2009). Trophic effects of fishing southern rock lobster *Jasus edwardsii* shown by combined fatty acid and stable isotope analyses. *Marine Ecology Progress Series*, 388, 169–184. <https://doi.org/10.3354/meps08096>
- Hagerman, L. (1983). Haemocyanin concentration of juvenile lobsters (*Homarus gammarus*) in relation to moulting cycle and feeding conditions. *Marine Biology*, 77(1), 11–17. <https://doi.org/10.1007/BF00393205>
- Hallbäck, H., & Waren, A. (1972). Food ecology of lobster, *Homarus vulgaris* in Swedish waters. *Ices Cm*, K72, 11.
- Harding, G. C., Vass, W. P., & Drinkwater, K. F. (1982). Aspects of Larval American Lobster (*Homarus americanus*) Ecology in. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39, 1117–1129.
- Havinga, B. (1921). Rapport over de kreeftenvisscherij in Zeeland en de kunstamige kreeftenteelt. In *Mededeelingen en verslagen van de Visscherijinspectie*. Mededeelingen en Verslagen van de Visscherijinspectie.
- Holthuis, L. B. (1991). FAO Species Catalogue. Marine lobsters of the World. An annotated and illustrated

- catalogue of species of interest to fisheries known to date. In *FAO Fisheries Synopsis No* (Vol. 13). Howard, A. E. (1980). Substrate controls on the size composition of lobster (*Homarus gammarus*) populations. *ICES J. Mar. Sci.*, 39(2), 130–133.
- Howard, A. E., & Bennett, D. B. (1979). The substrate preference and burrowing behaviour of juvenile lobsters (*Homarus gammarus* (L.)). *Journal of Natural History*, 13(4), 433–438. <https://doi.org/10.1080/00222937900770341>
- Hudon, C., & Lamarche, G. (1989). Niche segregation between American lobster *Homarus americanus* and rock crab *Cancer irroratus*. *Marine Ecology Progress Series*, 52(2), 155–168. <https://doi.org/10.3354/meps052155>
- Huserbråten, M. B. O., Moland, E., Knutsen, H., Olsen, E. M., André, C., & Stenseth, N. C. (2013). Conservation, Spillover and Gene Flow within a Network of Northern European Marine Protected Areas. *PLoS ONE*, 8(9), 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073388>
- Jensen, A. C., Collins, K. J., E.K., F., & Bannister, R. C. A. (1994). Lobster (*Homarus gammarus*) Movement on an Artificial Reef: The Potential Use of Artificial Reefs for Stock Enhancement. *Crustaceana*, 67(2), 198–211.
- Jensen, A., Wickins, J., & Bannister, C. (2000). The Potential Use of Artificial Reefs to Enhance Lobster Habitat. *Artificial Reefs in European Seas*, 379–401. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4215-1_23
- Jørstad, K. E., Farestveit, E., Kelly, E., & Triantaphyllidis, C. (2005). Allozyme variation in European lobster (*Homarus gammarus*) throughout its distribution range. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 39(3), 515–526. <https://doi.org/10.1080/00288330.2005.9517330>
- Juinio, M. A. R., & Cobb, J. S. (1992). Natural diet and feeding habits of the postlarval lobster *Homarus americanus*. *Marine Ecology Progress Series*, 85(1–2), 83–91. <https://doi.org/10.3354/meps085083>
- Jurrius, L. H., & Rozemeijer, M. J. C. (2022). *The role of the European lobster (Homarus gammarus) in the ecosystem*. Wageningen University & Research Report C070/22. 10.18174/580457
- Krone, R., & Schröder, A. (2011). Wrecks as artificial lobster habitats in the German Bight. *Helgoland Marine Research*, 65(1), 11–16. <https://doi.org/10.1007/s10152-010-0195-2>
- Kurmaly, K., Jones, D. A., & Yule, A. B. (1990). Acceptability and digestion of diets fed to larval stages of *Homarus gammarus* and the role of dietary conditioning behaviour. *Marine Biology*, 106(2), 181–190. <https://doi.org/10.1007/BF01314799>
- Lavalli, K. L., & Barshaw, D. E. (1989). Post-larval American lobsters (*Homarus americanus*) living in burrows may be suspension feeding. *Marine Behaviour and Physiology*, 15(4), 255–264. <https://doi.org/10.1080/10236248909378733>
- Lawton, P., & Lavalli, K. L. (1995). Postlarval, Juvenile, Adolescent, and Adult Ecology. In *Biology of the Lobster*. <https://doi.org/10.1016/b978-012247570-2/50026-8>
- Leiva, L., Scholz, S., Giménez, L., Boersma, M., Torres, G., Krone, R., & Tremblay, N. (2021). Noisy waters can influence young-of-year lobsters' substrate choice and their antipredatory responses. *Environmental Pollution*, 291(118108). <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.118108>
- Linnane, A., Mazzoni, D., & Mercer, J. P. (2000). A long-term mesocosm study on the settlement and survival of juvenile European lobster *Homarus gammarus* L. in four natural substrata. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 249, 51–64. www.elsevier.nl/locate/jembe
- Mackie, A. M., & Shelton, R. G. J. (1972). A whole-animal bioassay for the determination of the food attractants of the lobster *Homarus gammarus*. *Marine Biology*, 14(3), 217–221. <https://doi.org/10.1007/BF00348282>
- Mercer, J. P., Bannister, R. C. A., Van der Meeren, G. I., Debusse, V., Mazzoni, D., Lovewell, S., Browne, R., Linnane, A., & Ball, B. (2001). An overview of the LEAR (Lobster Ecology and Recruitment) project: Results of field and experimental studies on the juvenile ecology of *Homarus gammarus* in cobble. *Marine and Freshwater Research*, 52(8), 1291–1301. <https://doi.org/10.1071/MF01216>
- Moland, E., Olsen, E. M., Andvord, K., Knutsen, J. A., & Chr Stenseth, N. (2011). Home range of European lobster (*Homarus gammarus*) in a marine reserve: Implications for future reserve design. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68(7), 1197–1210. <https://doi.org/10.1139/f2011-053>
- Moland, E., Olsen, E. M., & Stenseth, N. C. (2010). Maternal influences on offspring size variation and viability in wild European lobster *Homarus gammarus*. *Marine Ecology Progress Series*, 400, 165–173. <https://doi.org/10.3354/meps08397>
- Nichols, J. H., & Lawton, P. (1978). The occurrence of the larval stages of the lobster *Homarus gammarus*, (Linnaeus, 1758) off the northeast coast of England in 1976. *ICES Journal of Marine Science*, 38(2), 234–243. <https://doi.org/10.1093/icesjms/38.2.234>
- Phillips, B. F. (2006). *LOBSTERS: BIOLOGY, MANAGEMENT, AQUACULTURE AND FISHERIES*.
- Pollock, D. E., Cockcroft, A. C., & Goosen, P. C. (1997). A note on reduced rock lobster growth rates and related environmental anomalies in the southern Benguela, 1988–1995. *South African Journal of Marine Science*, 18, 287–293. <https://doi.org/10.2989/025776197784161117>
- Prodöhl, P. A., Jørstad, K. E., Triantafyllidis, A., Katsares, V., & Triantaphyllidis, C. (2006). European lobster-*Homarus gammarus*. Genetic Impact of Aquaculture Activities on Native Populations. *Genetic Impact of*

- Aquaculture Activities on Native Populations. Final Scientific Report*, 91–98. <http://www.e-coast.eu/wp/>
- Romano, N., & Zeng, C. (2017). Cannibalism of Decapod Crustaceans and Implications for Their Aquaculture: A Review of its Prevalence, Influencing Factors, and Mitigating Methods. *Reviews in Fisheries Science and Aquaculture*, 25(1), 42–69. <https://doi.org/10.1080/23308249.2016.1221379>
- Rötzer, M. A. I. N., & Haug, J. T. (2015). Larval development of the European lobster and how small heterochronic shifts lead to a more pronounced metamorphosis. *International Journal of Zoology*, 2015(345172), 17. <https://doi.org/10.1155/2015/345172>
- Rozemeijer, M. J. C., Chun, C., Cramer, R., Korving, A., & Meeldijk, C. (2021). *Assessing the stability and mobilisation of crab-pot-strings anchored with Bruce anchors under different marine conditions*. Wageningen University & Research report C107/21.
- Rozemeijer, M. J. C., & Van De Wolfshaar, K. E. (2019). *Desktop study on autecology and productivity of European lobster (Homarus gammarus, L) in offshore wind farms*. Wageningen University & Research report C109/18. <https://edepot.wur.nl/466861>
- Sainte-Marie, B., & Chabot, D. (2002). Ontogenetic shifts in natural diet during benthic stages of American lobster (*Homarus americanus*), off the Magdalen Islands. *Fishery Bulletin*, 100(1), 106–116.
- Sheehy, M. R. J., & Bannister, R. C. A. (2002). Year-class detection reveals climatic modulation of settlement strength in the European lobster, *Homarus gammarus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(7), 1132–1143. <https://doi.org/10.1139/f02-083>
- Sheehy, M. R. J., Bannister, R. C. A., Wickins, J. F., & Shelton, P. M. J. (1999). New perspectives on the growth and longevity of the European lobster (*Homarus gammarus*). *Can. J. Fish. Sci.*, 56, 1904–1915.
- Skerritt, D. J. (2014). *Abundance, interaction and movement in a European Lobster Stock*. Thesis
- Skerritt, D. J., Fitzsimmons, C., Polunin, N. V. C., Berney, P., & Hardy, M. (2012). Investigating the impact of offshore wind farms on European Lobster (*Homarus gammarus*) and Brown Crab (*Cancer pagurus*) fisheries. *Report to The Marine Management Organisation, June*, 1–45. <https://doi.org/10.13140/2.1.1271.8882>
- Skerritt, D. J., Robertson, P. A., Mill, A. C., Polunin, N. V. C., & Fitzsimmons, C. (2015). Fine-scale movement, activity patterns and home-ranges of European lobster *Homarus gammarus*. *Marine Ecology Progress Series*, 536, 203–219. <https://doi.org/10.3354/meps11374>
- Smith, I. P., Jensen, A. C., Collins, K. J., & Matthey, E. L. (2001). Movement of wild European lobsters *Homarus gammarus* in natural habitat. *Marine Ecology Progress Series*, 222, 177–186. <https://doi.org/10.3354/meps222177>
- Sordalen, T. K. (2019). *Marine reserves and selective fishing shape mating behaviour, secondary sexual trait and growth in European lobster*. Thesis.
- Triantafyllidis, A., Apostolidis, A. P., Katsares, V., Kelly, E., Mercer, J., Hughes, M., Jørstad, K. E., Tsolou, A., Hynes, R., & Triantaphyllidis, C. (2005). Mitochondrial DNA variation in the European lobster (*Homarus gammarus*) throughout the range. *Marine Biology*, 146(2), 223–235. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1435-2>
- Tully, O., O'Donovan, V., & Fletcher, D. (2000). Metabolic rate and lipofuscin accumulation in juvenile European lobster "*Homarus gammarus*" in relation to simulated seasonal changes in temperature. *Marine Biology*, 137(5–6), 1031–1040. <https://doi.org/10.1007/s002270000410>
- Tully, O., Roantree, V., & Robinson, M. (2001). Maturity, fecundity and reproductive potential of the European lobster (*Homarus gammarus*) in Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81(1), 61–68. <https://doi.org/10.1017/S002531540100340X>
- van den Bogaart, L., Poelman, M., Tonk, L., Neitzel, S., van der Wal, J. T., Coolen, J. W. P. P., & Machiels, M. (2019). *Geschiktheid zeewindparken voor maricultuur en passieve visserij: Een kwalitatieve beoordeling van geschiktheid van windparklocaties voor voedselproductie*. Wageningen University & Research rapport C044/19. <https://doi.org/10.18174/475934>
- van Stralen, M., & Smeur, E. W. M. (2008). Effecten van de sleepnetvisserij en visserij met vaste vistuigen op vogels, zeezoogdieren, migrerende vissoorten en kreeften: Deelstudie Kreeft. In *Rapport*. Bureau MarinX.
- Waddy, S. L., & Aiken, D. E. (1995). Temperature regulation of reproduction in female American lobsters (*Homarus americanus*). *ICES Mar. Sei. Symp*, 199, 54–60. <https://www.researchgate.net/publication/286615938>
- Wahle, R. A., & Fogarty, M. J. (2006). Growth and Development: Understanding and Modelling Growth Variability in Lobsters. *Lobsters: Biology, Management, Aquaculture and Fisheries*, 1–44. <https://doi.org/10.1002/9780470995969.ch1>
- Wahle, R. A., & Steneck, R. S. (1992). Habitat restrictions in early benthic life: experiments on habitat selection and in situ predation with the American lobster. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 157(1), 91–114. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(92\)90077-N](https://doi.org/10.1016/0022-0981(92)90077-N)
- Wijsman, J. W. M., & Goudswaard, P. C. (2015). *Passende Beoordeling vaste vistuigvisserij in de Oosterschelde*. IMARES rapport C127/15.

Verantwoording

Rapport C047/23

Projectnummer: 4311400043

Dit rapport is met grote zorgvuldigheid tot stand gekomen. De wetenschappelijke kwaliteit is intern getoetst door een collega-onderzoeker en het verantwoordelijk lid van het managementteam van Wageningen Marine Research

Akkoord: Marcel Rozemeijer
Senior onderzoeker

Handtekening:



Datum: 26 september 2023

Akkoord: Dr. C.J. Wiebinga
Business Manager Projecten

Handtekening



Datum: 26 september 2023

Wageningen Marine Research
T: +31 (0)317 48 70 00
E: marine-research@wur.nl
www.wur.nl/marine-research

Wageningen Marine Research levert met kennis, onafhankelijk wetenschappelijk onderzoek en advies een wezenlijke bijdrage aan een duurzamer, zorgvuldiger beheer, gebruik en bescherming van de natuurlijke rijkdommen in zee-, kust- en zoetwatergebieden.

Bezoekers adres:

- Ankerpark 27 1781 AG Den Helder
- Korringaweg 7, 4401 NT Yerseke
- Haringkade 1, 1976 CP IJmuiden



Wageningen Marine Research is onderdeel van Wageningen University & Research. Wageningen University & Research is het samenwerkingsverband tussen Wageningen University en Stichting Wageningen Research en heeft als **missie**: 'To explore the potential of nature to improve the quality of life'
