



Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek

OVERDR.

8/4120

BIBLIOTHEEK

NIOO-CEMO

Vierstraat 28
4401 EA Yerseke

DE GROEIMOOGELIJKHEDEN VAN MOSSELEN OP HARD
SUBSTRAAT ONDER VAST OMSCHREVEN CONDITIES.

Een literatuurstudie in opdracht van Hydronamic bv,
Postbus 209, 3350 AE Papendrecht.

Dr. R.H.M. Eertman

NIOO Rapporten 1997-03
ISSN 1381-6519

1. INLEIDING

De firma Hydronamic bv heeft in februari 1997 aan het NIOO-CEMO een opdracht verleend voor het verrichten van een kortdurende literatuurstudie met betrekking tot de groeimogelijkheden van mosselen op hard substraat onder vast omschreven omgevingscondities. Onderliggend rapport is het eindproduct van deze studie.

2. VRAAGSTELLING

Geef, op basis van de huidige gepubliceerde wetenschappelijke kennis, een beschrijving van de te verwachten groei van mosselen, alsmede de sedimentproductie en aanslibbing door mosselen op een modellocatie, die voldoet aan de in tabel 1 beschreven randvoorwaarden. Er mag worden verondersteld dat het een sublitorale locatie betreft in de kustzone in het Noordzee / Waddenzee-gebied.

Tabel 1: Beschrijving van de abiotische omgevingsvariabelen op de modellocatie voor mosselgroei.

VARIABELE	(RANGE AAN) WAARDEN
Substraat	Kustmatige harde bodem, die bestaat uit verse breuksteen met afmetingen tussen 0,15 en 0,45 m (gewicht 10 tot 200 kg), met een porositeit ca. 40 %
Stroomsnelheid water	Regelmatig fluctuerend tussen 0 en 2,5 m.s ⁻¹ , beide extremen komen ongeveer even vaak voor.
Waterdiepte	Variërend van 4,5 tot 7 m (getijslag 3 m), gemiddeld ca. 5 m
Concentratie zwevende stof	Variërend van vrijwel nihil tot zeer hoog. <i>Uitgaande van een sublitorale locatie in het Noordzee / Waddenzeegebied zullen de concentraties ZS maximaal variëren van ca. 2 tot 175 mg.L⁻¹. De gemiddelde concentratie ZS bedraagt in de Noordzee-kustzone ca. 11 mg.L⁻¹ en varieert in de Waddenzee van ca. 40 tot 60 mg.L⁻¹ (Eertman & Smaal, 1995).</i>
Saliniteit	Marien / estuarien. <i>Uitgaande van een sublitorale locatie in het Noordzee / Waddenzeegebied zal de saliniteit variëren van gemiddeld ca. 25 tot 31 ‰. In de Waddenzee kunnen periodiek lagere waarden voorkomen van 18 tot 22 ‰ (Eertman & Smaal, 1995).</i>

3. BEVINDINGEN

3.1 VOORTPLANTING EN KOLONISATIE

Mosselen planten zich in het voorjaar voort. Wanneer de watertemperatuur na de winter een temperatuur van ca. 10 °C bereikt is dit een stimulus voor de mosselen om voortplantingscellen te gaan ontwikkelen (Bayne, 1976). Soms zijn de voorstadia hiervan gedurende de winter al aanwezig, maar tijdens deze koudeperiode ligt de ontwikkeling stil. Eind april begin mei zijn de voortplantingscellen van de mannelijke en vrouwelijke mosselen rijp en worden deze massaal in de waterkolom uitgestoten, waar ook de bevruchting plaats vindt. Een succesvolle bevruchting kan plaatsvinden in zeewater met een saliniteit hoger dan 15 ‰ (Lutz & Kennish, 1992). De jonge mossellarven ontwikkelen zich in de waterkolom en doorlopen verschillende larvale stadia. In het pediveliger-stadium, wanneer de mossellarve ongeveer 200 - 300 µm groot is, bezit de larve reeds een voet en gaat hij op zoek naar een geschikt substraat om zich te vestigen. Wanneer er geen geschikt substraat aanwezig is of de abiotische omstandigheden zijn ongunstig, dan kan de kolonisatie enkele weken (maximaal 40 dagen bij 10 °C) worden uitgesteld. Het larvale stadium van mosselen duurt echter over het algemeen twee tot vier weken. Indien een geschikt substraat is gevonden, dan hecht de jonge mossel zich vast door de vorming van byssusdraden. Een substraat is geschikt voor vestiging, indien bij aanraking de byssusklier wordt aangezet tot het vormen van byssusdraden. Mossellarven hechten zich het best aan een harde ondergrond met een onregelmatige structuur (d.w.z. geen gladde oppervlakten!). Het type materiaal is van minder belang. Dit kan steen zijn, maar ook overblijfselen van dode dieren (schelpen, pantsers) of klei- en veenbanken. Gedurende de eerste maanden van hun leven, totdat een lengte van 2 - 2,5 mm bereikt is, kunnen jonge mosselen zich van hun substraat loslaten en zich via een tweede pelagische fase naar een tweede substraat bewegen om zich daar permanent te vestigen. Tijdens de eerste vestiging zijn de mosselen minder specifiek wat de eisen van het substraat betreft. Ze vestigen zich dan bij voorkeur niet in de buurt van andere mosselen om competitie met soortgenoten te vermijden. Hierdoor hebben ze betere groei- en overlevingsmogelijkheden. Bij de tweede vestiging zijn de eerder beschreven eisen voor een geschikt substraat veel belangrijker. Een onbegroeid (nieuw) substraat zal in de maanden na de eerste voortplantingsperiode (mei - juli) bedekt worden met jonge mosselen. De dichtheid die bereikt wordt is erg afhankelijk van het aanbod aan larven en de omstandigheden (zoals voedsel, stroming, temperatuur) ter plekke.

Het in tabel 1 omschreven harde substraat, bestaande uit verse breuksteen met afmetingen tussen 0,15 en 0,45 m (10 - 200 kg), lijkt in principe een geschikt substraat voor vestiging door mossellarven. Door de gekozen sortering aan breuksteen zullen er tussen de stenen relatief kleine ruimten ontstaan. Voor dijkbestortingen wordt doorgaans een sortering aan breuksteen gebruikt uit de klasse 80 - 200 kg, waardoor er grotere ruimten tussen de stenen ontstaan die gebruikt kunnen worden voor kolonisatie door mossellarven. In deze ruimten ontstaat een meer beschermt habitat, wat gunstig kan zijn als beschermende factor bij een hoge stroomsnelheid van het water en bij storm.

3.2 DE GROEI VAN MOSSELEN

De groei van mosselen is het resultaat van een positieve energiebalans. Opgenomen energie (in de vorm van voedsel) wordt deels verbruikt voor onderhoud (respiratie en excretie) en voortplanting. De energie die overblijft wordt gebruikt voor groei. De groei van mosselen wordt beïnvloed door fluctuerende omgevingsfactoren en door fysiologische condities van de mossel zelf. De belangrijkste omgevingsfactoren zijn saliniteit, stroomsnelheid van het water, voedselaanbod, en concentratie zwevende stof. Verder is de leeftijd van mosselen en het voortplantingsstadium waarin zij zich bevinden van invloed op de groei. Onderstaand volgt een korte beschrijving van enkele parameters die van invloed zijn op het functioneren en de groei van mosselen.

3.2.1 Saliniteit

Mosselen zijn in staat om te leven in een estuariene omgeving, waar de saliniteit binnen een getijcyclus van 12 uur fluctueert tussen 35 ‰ en 20 ‰. Binnen deze range zijn de voedselopname en het metabolisme van mosselen onafhankelijk van saliniteitsveranderingen. Bij een saliniteit lager dan 20 ‰ zal de voedselopname verminderen, waardoor ook de groei zal verminderen of stagneren (Widdows, 1985).

3.2.2 Stroomsnelheid water

Mosselbanken kunnen zowel ontstaan op platen in het intergetijdengebied als sublitoraal in geulen op een diepte van 10 tot 15 m. Een voldoende waterstroming boven een mosselbank is van belang voor de aanvoer van voldoende zuurstof en voedsel. De zuurstofconsumptie van een mosselbank is hoog en bedraagt in de Waddenzee 1,2 - 3,9 g O₂·m⁻²·h⁻¹ [= 1,4 - 4,8 mg O₂·g⁻¹ droog vleesgewicht·h⁻¹] (Dankers *et al.*, 1989). Indien de waterstroming langdurig erg laag is resulteert dit in een drastische vermindering van de zuurstofconcentratie en kan het water bij geringe lichtinval zelfs volledig zuurstofloos worden, waardoor de kwaliteit van de mosselbank achteruit gaat (Dankers, 1986). Mosselen zijn echter goed in staat om perioden van zuurstofloosheid te overleven, doordat ze zich door het sluiten van de schelpen van de buitenwereld kunnen afsluiten en kunnen overschakelen van een aëroob naar anaëroob metabolisme (Eertman & de Zwaan, 1994; de Zwaan & Eertman, 1996). De periode dat mosselen zuurstofloosheid kunnen overleven is afhankelijk van de omgevingstemperatuur, het seizoen en de leeftijd van de mosselen. Bij 12 °C kunnen volwassen mosselen, buiten het voortplantingsseizoen, gedurende ca. 18 dagen overleven. In de Nederlandse kustwateren is echter altijd voldoende stroming aanwezig, waardoor langdurige perioden van zuurstofloosheid niet snel zullen voorkomen. Daarnaast kan bij een lage stroomsnelheid (< 10-15 cm·s⁻¹), door de grote filterende werking van mosselen, het voedselaanbod boven een mosselbank uitgeput raken. Hierdoor kan de groei van mosselen minder groot zijn in vergelijking tot de situatie met een hogere stroomsnelheid, waarbij er sprake is van een grotere toevoer van voedsel. Groei is een proces dat op een tijdschaal van seizoenen wordt beoordeeld. De effecten van kortdurende perioden (dagen - weken) van ongunstige omstandigheden op de groei zijn moeilijk in te

schatten. Indien de omstandigheden na een dergelijke periode weer normaal zijn, dan zijn de te verwachten effecten op de groei minimaal. Een gemiddelde stroomsnelheid tot 60 cm.s^{-1} is optimaal voor de ontwikkeling van mosselbanken. Indien de stroomsnelheid gedurende langere perioden veel hoger zijn, dan neemt de kans toe dat de mosselen door de sterke stroming worden weggeslagen (van Straalen & Dijkema, 1994). Met name jonge, pas gevestigde, mosselen kunnen nadelige gevolgen ondervinden van sterke waterstromen, omdat de hechting aan het substraat nog niet zo sterk is.

3.2.3 Voedselaanbod

Het voedselaanbod is de belangrijkste factor die de groei van mosselen bepaalt, omdat het voedsel de energie verschaft die nodig is voor groei en andere metabolische processen. Fytoplankton is de belangrijkste component van het voedsel. Mosselen zijn filterende organismen, die voedseldeeltjes (hoofdzakelijk eencellige algen) met een efficiëntie van bijna 100 % uit het water kunnen filteren. Het aanbod aan voedsel (met name fytoplankton) is aan seizoensvariatie onderhevig, waardoor de via het voedsel opgenomen hoeveelheid energie ook een seizoensvariatie kent. In de winter is het voedselaanbod laag, aangezien algen bij een lage watertemperatuur slechts langzaam (of helemaal niet) delen. In het voorjaar neemt het voedselaanbod bij een stijgende watertemperatuur snel toe en dit blijft gedurende de zomer hoog. Het voedselaanbod kan variëren van minder dan 3 tot meer dan 100 $\text{mg drooggewicht.L}^{-1}$ (Hawkins & Bayne, 1992). De voedselopname stijgt bij een toenemend voedselaanbod. Wanneer echter een bepaalde drempelwaarde van voedselaanbod bereikt is neemt de voedselopname niet verder toe, omdat de maximale verteringscapaciteit van de mossel bereikt is. Vanaf dat moment wordt het overtollige voedsel in slijm ingekapseld en als pseudofaeces afgestoten. Bij een verdere toename van het voedselaanbod zal ook de produktie van pseudofaeces toenemen. Mosselen zijn ook in staat om bij een overvloedig voedselaanbod de meest energierijke deeltjes uit het gefiltreerde materiaal te selecteren. Smaal en van Straalen (1990) hebben aangetoond dat de groei van mosselen toeneemt bij een hoge fytoplanktonproduktie.

3.2.4 Concentratie zwevende stof

De concentratie zwevende stof kan in zee- en estuarien water erg variëren. Op open zee is de concentratie zwevende stof doorgaans laag, terwijl in een estuarium erg hoge concentraties kunnen voorkomen. Uit onderzoek van Prins & Smaal (1989) is gebleken dat de filtratiesnelheid van mosselen niet wordt beïnvloed door de concentratie zwevende stof in het zeewater. Wel is het zo dat mosselen bij hoge concentraties zwevende stof meer pseudofaeces gaan produceren, doordat grotere hoeveelheden gefiltreerd materiaal als ongeschikt voedsel worden verworpen. Hierdoor wordt de efficiëntie waarmee koolstof in het lichaam wordt opgenomen lager, d.w.z. ze krijgen netto minder energie binnen. Vanwege de hogere concentraties zwevende stof is de groei van mosselen in de Westerschelde lager dan die in de Oosterschelde. In de Nederlandse kustwateren zijn de concentraties zwevende stof over het algemeen niet zodanig hoog dat dit de verspreiding van mosselen limiteert.

3.3 TE VERWACHTEN GROEI

Scholten & Smaal (1997) hebben een ecofysiologisch model voor de mossel *Mytilus edulis* ontwikkeld (EMMY), waarmee de groei van mosselen kan worden ingeschat, rekening houdend met variaties in de waarden van relevante parameters en onzekere factoren. Het model is gecalibreerd m.b.v. veldmetingen. Volgens het model neemt het droogvleesgewicht van de mossel in het eerste groeiseizoen van mei tot oktober toe van 8 mg tot gemiddeld 153 mg. In de winter neemt het gewicht af tot gemiddeld 118 mg, omdat de mossel inteert op zijn reserves. In tabel 2 staan de te verwachten groeigegevens van mosselen gedurende de eerste vier jaar van hun leven. Naast de gemiddelde waarden wordt ook de bandbreedte in de groei aangegeven, d.m.v. minimale en maximale waarden. De variatie in groeisnelheid is het grootst in het eerste groeiseizoen (ca. 40 %) en neemt af tot ca. 15 % in het vierde groeiseizoen. De groei wordt zoals eerder gezegd beïnvloed door verschillende omgevingsfactoren, waarvan de beschikbaarheid van voedsel een van de belangrijkste is. Door het optreden van een algenbloei van *Phaeocystis* kan de groei van mosselen in het groeiseizoen tijdelijk worden geremd, doordat mosselen tijdens een algenbloei minder goed in staat zijn om zeewater te filtreren.

Tabel 2: De groeiverwachting van mosselen gedurende de eerste vier jaar van hun leven volgens het EMMY-model.

GROEISEIZOEN	DROOGVLEESGEWICHT IN MG (Min. - Gem. - Max.)		
	MEI	OKTOBER	MEI
1	8	82 - 153 - 212	71 - 118 - 165
2	71 - 118 - 165	176 - 271 - 341	129 - 176 - 235
3	129 - 176 - 235	459 - 612 - 724	376 - 459 - 541
4	376 - 459 - 541	1012 - 1147 - 1353	806 - 918 - 1059

3.4 DE ONTWIKKELING VAN MOSSELBANKEN

Mosselbanken ontstaan doordat mossellarven zich in eerste instantie op een geschikt 'kaal' substraat vestigen. Deze mat van mosselen wordt dikker naarmate meer mossellarven zich op de nieuw gevormde bank gaan vestigen. Alleen de onderste laag mosselen staat echter in directe verbinding met het onderliggende substraat. De mossellarven die zich later vestigen hechten zich met hun byssusdraden aan mosselen die reeds deel uitmaken van de mosselbank. Er ontstaat zodoende een sterke fysische matrix van door byssusdraden met elkaar verbonden levende en dode mosselen, met een daaraan geassocieerde fauna en flora gemeenschap. De ruimten tussen de mosselen wordt van de bodem af opgevuld met door de mosselen geproduceerde faeces en pseudofaeces, sedimentdeeltjes die vanuit de waterkolom bezinken, organische detritus en brokstukken van schelpen. In het intergetijdengebied kunnen mosselbanken een dikte van 10 cm bereiken, maar sublitorale mosselbanken kunnen wel 120 cm dik worden (Seed &

Suchanek, 1992).

De opname van gesuspendeerd materiaal in een mosselbank is afhankelijk van de concentratie gesuspendeerd materiaal in de waterkolom en de biomassa aan mosselen, d.w.z. de filtrerende activiteit van de mosselen (Smaal & Prins, 1993). In de westelijke Waddenzee bedraagt de netto opname van gesuspendeerd materiaal door mosselbanken gemiddeld $234 \text{ g.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, bij een biomassa aan mosselen van $943 \text{ g asvrijdrooggewicht (ADW).m}^{-2}$. In de Oosterschelde bedragen deze waarden respectievelijk $81,8 \text{ g.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ en $1555 \text{ g ADW.m}^{-2}$. De lage concentratie gesuspendeerd materiaal in de Oosterschelde (20 mg.L^{-1}) in vergelijking tot de Waddenzee (40 mg.L^{-1}) is hier voor een deel debet aan. De biomassa aan mosselen, de activiteit van de mosselen en lokale klimatologische omstandigheden spelen ook een rol. Ook de biodepositie van faeces en pseudofaeces door mosselen is afhankelijk van de concentratie gesuspendeerd materiaal in de waterkolom, de biomassa aan mosselen en plaatselijke hydrografische omstandigheden. In de Oostzee (Askö) zijn biodepositie-snelheden op mosselbanken gemeten van $3,8$ en $18,5 \text{ g.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ bij een biomassa van $9,4 \text{ g DW.m}^{-2}$ (geciteerd in: Smaal & Prins, 1993). Er zijn geen gegevens met betrekking tot de biodepositiesnelheid van mosselen in de Nederlandse kustwateren.

De stabiliteit van een mosselbank wordt bepaald door de sterkte van de stroomsnelheid van het water en het periodiek voorkomen van stormen enerzijds en de hechting van de mosselbank aan de bodem en de onderlingen samenhang van de mosselen anderzijds. Ook hier geldt dat de zwakste schakel de sterkte van de keten bepaald. In een geëxponeerde omgeving vormen mosselen meestal sterkere byssusdraden dan in een rustige omgeving. Ze passen zich dus aan aan de plaatselijke condities. Mosselbanken ontstaan op een harde bodem, maar niet iedere harde bodem is even stabiel of vormt een even goed hechtingsvlak. Tijdens najaars- of winterstormen kunnen delen van mosselbanken worden weggespoeld. De golven grijpen aan op zwakke plekken in de mosselbank, die kunnen ontstaan door o.a. predatie of aangroei van pokken of sponzen. Wanneer de aanhechting van een mosselbank aan de ondergrond zwakker is dan de onderlinge band tussen de mosselen is het mogelijk dat een mosselbank tijdens een zware storm in zijn geheel wordt weggespoeld. Na een fysische of biologische verstoring is er bijna altijd sprake van een herstel van mosselbanken. In het Nederlands deel van de Waddenzee zijn de mosselbanken echter bijna volledig verdwenen ten gevolge van de visserij op mosselzaad (Dankers *et al.*, 1995). Herstel is alleen mogelijk bij een beperking van de visserij.

4. EVALUATIE

Mosselgroei is mogelijk op een kunstmatige bodem die bestaat uit stortsteen van gegeven afmetingen. Er zou overwogen kunnen worden om een sortering stortsteen te gebruiken die ook wordt toegepast bij dijkbestortingen (80 - 200 kg), waardoor er grotere ruimten tussen de stenen ontstaan die door mosselen gekoloniseerd kunnen worden.

De gegeven stroomsnelheid van het water zou voor problemen kunnen zorgen, aangezien er wordt verondersteld dat de hogere stroomsnelheden even vaak voorkomen als de lagere. De hogere stroomsnelheden zullen de vestiging van mossellarven bemoeilijken en de ontwikkeling van de nieuwe mosselbank remmen. Het is echter de vraag hoe reëel dergelijke hoge stroomsnelheden in de Nederlandse kustzone zijn. In de Waddenzee bedraagt de stroomsnelheid gemiddeld 52 tot 66 cm.s^{-1} met periodieke, maar geen langdurige, uitschieters naar boven en beneden (Eertman & Smaal, 1995). Op sublitorale locaties langs de Noordzeekust is de waterstroming vaak niet hoger dan in de estuaria en zeearmen. Mosselbanken worden hier echter vanwege het ontbreken van een geschikt substraat niet aangetroffen. De opgegeven diepte van gemiddeld 5 m is geen belemmering voor vorming van mosselbanken of de groei van mosselen.

De groeisnelheid van de mosselen zal naar verwachting verlopen volgens de prognoses van het ecofysiologische EMMY-model, waarvan de resultaten in tabel 2 (p. 5) staan weergegeven. De variatie in groeisnelheid, veroorzaakt door verschillen in omgevingsfactoren, neemt af van ca. 40 % in het eerste groeiseizoen tot ca. 15 % in het vierde groeiseizoen.

EPILOOG

Het concept-rapport heeft tot enkele aanvullende vragen geleid, die hieronder beantwoord zullen worden. Deze vragen hebben tevens geleid tot enkele aanvullingen in de tekst.

Vraag 1: *Hoe snel, vanaf het moment van aanleggen van het substraat, kan zich een significant aantal mosselen op dit substraat vestigen?*

Een onbegroeid (nieuw) substraat zal in de maanden na de eerste voortplantingsperiode (mei - juli) bedekt worden met jonge mosselen. De dichtheid die bereikt wordt is erg afhankelijk van het aanbod aan larven en de omstandigheden (zoals voedsel, stroming, temperatuur) ter plekke.

Het substraat kan ook begroeid raken door het bedekken met jonge mosselen (mosselzaad) dat aangevoerd is van elders. Deze techniek wordt ook in de mosselindustrie toegepast, maar dan is er geen sprake meer van een natuurlijke aangroei van mosselen.

Vraag 2: *Kan er op basis van beschikbare wetenschappelijke kennis een uitspraak gedaan worden over de effecten van het genoemde stromingsregime op de groeisnelheid en biodepositie van mosselen?*

Door een lage stroomsnelheid ($< 10-15 \text{ cm.s}^{-1}$) kan het voedselaanbod boven een mosselbank uitgeput raken. Hierdoor kan de groei van mosselen minder groot zijn in vergelijking tot de situatie met een hogere stroomsnelheid, waarbij er sprake is van een grotere toevoer van voedsel. Groei is echter een proces dat op een tijdschaal van seizoenen wordt beoordeeld. De effecten van kortdurende perioden (dagen - weken) van ongunstige omstandigheden op de groei en biodepositie zijn moeilijk in te schatten. Indien de omstandigheden na een dergelijke periode weer normaal zijn, dan zijn de te verwachten effecten op de groei minimaal.

Vraag 3: *Hoeveel biodepositie kan er onder normale omstandigheden gedurende de eerste dagen of weken na vestiging van jonge mosselen op een nieuw aangelegd substraat verwacht worden?*

In de eerste weken na de vestiging van mosselen op een aangelegd substraat zal de biodepositie nog gering zijn. Hoewel er geen meetgegevens met betrekking tot de biodepositie van zeer jonge mosselen zijn, kan er wel een schatting gemaakt worden. In deze periode hebben de jonge mosselen een biomassa van 10 - 20 mg droogvleesgewicht (zie tabel 2). Indien er 100 jonge mosselen per m^2 voorkomen, geeft dat een totale biomassa van ongeveer 1 - 2 g. Indien de metabolische activiteit vergelijkbaar is met de mosselen uit de Oostzee (p. 6), dan zou de biodepositie ca. $0,5 - 4 \text{ g.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ bedragen.

5. LITERATUUR

Bayne, B.L. (1976) Aspects of reproduction in bivalve molluscs. In: Estuarine processes, Vol. 1, M. Wiley (Ed.), Academic Press, London, p. 432-448.

Dankers, N., Kersting, K., Binsbergen, M. & Zegers, K. (1986) De effecten van het stoppen van de stroming op een mosselbank. *RIN-rapport 86/2*, 24 p.

Dankers, N., Dame, R. & Kersting, K. (1989) The oxygen consumption of mussel beds in the Dutch Wadden Sea. *Topics in Marine Biology*, J.D. Ros (Ed.), Scient. Mar., Vol. 53(2-3): 473-476.

Dankers, N., Dankers, E., Dankers, J. & van Santvoort, S. (1995) Op zoek naar mosselbanken. In Duitsland en Denemarken zijn ze nog. *Wadden Bulletin*, Vol. 30 (1): 41-44.

Eertman, R.H.M. & de Zwaan, A. (1994) Survival of the fittest: resistance of mussels to aerial exposure. In: Biomonitoring of coastal waters and estuaries, K.J.M. Kramer (Ed.), CRC Press, Boca Raton, p. 269-284)

Eertman, R.H.M. & Smaal, A.C. (1995) Habitat karakterisering van de Nederlandse kustwateren. Werkdocument Watersysteemverkenningen. Rapport RIKZ-95.042, Rapport NIOO-CEMO 1995-02, 97 p.

Hawkins, A.J.S. & Bayne, B.L. (1992) Physiological interrelations, and the regulation of production. In: The mussel *Mytilus edulis*: ecology, physiology, genetics and culture, E. Gosling (Ed.), Elsevier, Amsterdam, p. 171-222.

Lutz, R.A. & Kennish, M.J. (1992) Ecology and morphology of larval and early postlarval mussels. In: The mussel *Mytilus edulis*: ecology, physiology, genetics and culture, E. Gosling (Ed.), Elsevier, Amsterdam, p. 53-85.

Prins, T.C. & Smaal, A.C. (1989) Carbon and nitrogen budgets of the mussel *Mytilus edulis* L. And the cockle *Cerastoderma edule* (L.) in relation to food quality. *Topics in Marine Biology*, J.D. Ross (Ed.), Vol. 53 (2-3): 477-482.

Seed, R. & Suchanek, T.H. (1992) Population and community ecology of *Mytilus*. In: The mussel *Mytilus edulis*: ecology, physiology, genetics and culture, E. Gosling (Ed.), Elsevier, Amsterdam, p. 87-169.

Smaal, A.C. & van Straalen, M.R. (1990) Average annual growth and condition of mussels as a function of food supply. *Hydrobiologia*, Vol. 195: 179-188.

Smaal, A.C. & Prins, T.C. (1993) The uptake of organic matter and the release of inorganic nutrients by bivalve suspension feeder beds. In: R. Dame (Ed.), *Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes*. NATO SCI Series G, Vol. 33, Springer Verlag, Berlin, p. 271-298.

Scholten, H. & Smaal, A.C. (1997) Responses of *Mytilus edulis* L. to varying food concentrations - testing EMMY, an eco-physiological model. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* (submitted).

van Straalen, M.R. & Dijkema, R.D. (1994) Mussel culture in a changing environment: the effects of a coastal engineering project on mussel culture (*Mytilus edulis* L.) in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands). *Hydrobiologia*, Vol. 282/283: 359-379.

Widdows, J. (1985) Physiological measurements. In: The effects of stress and pollution on marine animals. Bayne, B.L. e.a. (Eds.), Praeger Publishers, p. 3-45.

de Zwaan, A. & Eertman, R.H.M. (1996) Anoxic or aerial survival of bivalves and other euryoxic invertebrates as a useful response to environmental stress - a comprehensive review. *Comp. Biochem. Physiol.*, Vol. 113C: 299-312.

