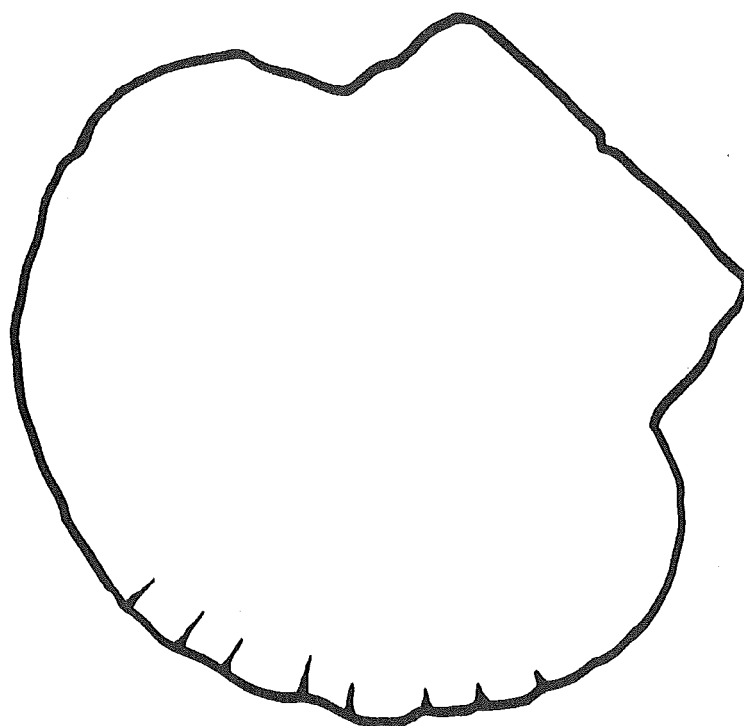


S 269 Mor

Fiskeridirektoratets  
Bibliotek

ET KOMPENDIUM OM SKJELL

SEPTEMBER 1990



BIOLOGI

ARTER

PRODUKSJON

SYKDOMSPROBLEMER

Stein Mortensen  
Havforskningsinstituttets  
Senter for Havbruk  
Postboks 1870  
5024 Bergen - Nordnes

# INNHold

## DEL 1: BIOLOGI: ANATOMI OG FYSIOLOGI HOS MOLLUSKER

INNLEDNING .....	s. 2
ANATOMI OG FYSIOLOGI .....	s. 2
Skall	
Muskelvev	
Lukkemuskler	
Mantel	
Fot .....	s. 3
Gjeller	
Fordøyelsessystem	
Sirkulasjonssystem	
Ekskresjon	
Nerve- og sanseorganer	
Reproduksjon	

Fiskeridirektoratet  
Biblioteket

## DEL 2: ARTER, PRODUKSJON OG PRODUKSJONSTEKNOLOGI

INNLEDNING .....	s. 5
DE VIKTIGSTE ARTENE .....	s. 5
Østers .....	s. 5
Flatøsters, <u>Ostrea edulis</u>	
Stillehavsøsters, <u>Crassostrea gigas</u>	
Sand skjell .....	s. 6
Teppeskjell, <u>Ruditapes</u> sp.	
Andre sand skjellarter	
Blåskjell .....	s. 7
<u>Mytilus edulis</u>	
<u>M. galloprovincialis</u>	
Algetoxiner	
Kamskjell .....	s. 8
Stort kamskjell, <u>Pecten maximus</u>	
Haneskjell, <u>Chlamys</u> sp.	
Perlemor .....	s. 8
Snegler .....	s. 8

## DEL 3: SYKDOMMER HOS BIVALVE MOLLUSKER

INNLEDNING .....	s. 9
Immunsvær	
PATOLOGI .....	s. 10
Virus .....	s. 10
Iridovirus	
Gjellesyke	
Oyster Velar Viral Disease	
Bakterier .....	s. 10
<u>Vibrio</u> sp.	
<u>Rickettsiae</u> , <u>Chlamydiae</u> og <u>Mycoplasma</u>	
Sopp .....	s. 10
<u>Sirolopidium zoophorum</u>	
Shell disease, <u>Ostracoblabe implexa</u>	
Protozoer .....	s. 11
<u>Perkinsus marinus</u>	
<u>Marteilia refringens</u>	
<u>Marteilia</u> sp	
<u>Haplosporidium</u> / <u>Minchinia</u> sp.....	s. 12
<u>Bonamia ostreae</u>	
Andre organismer .....	s. 12
Digenea	
Nematoda	
Polychaeter	
Porifera	
Copepoder	
Decapoder	
Gastropoder	
Miljøfaktorer .....	s. 13
Forskning og Forvaltning .....	s. 13

BAKGRUNNSLITTERATUR.....	s. 14
--------------------------	-------

Hos arter som lever nedgravd finner vi tett med slike tentakler ved siphonene. Kamskjell har også en slags øyne, såkalte "ocelli". Dette er spesialiserte sanseorganer som registrerer lys og bevegelse. Den ytre mantelfolden er sekretorisk. Hele utsiden danner perlemor og yttersiden utskiller kalk, samt proteiner til hornlaget. Hos arter som lever nedgravd er den bakre del av mantelen spesielt til en todelt siphon. Gjennom denne sirkuleres vann, inn gjennom den ene siphondelen, i en U-formet bane forbi gjellene, og ut gjennom den andre siphondelen. Fødepartikler skiller fra vann strømmen, og faeces pumpes ut gjennom "ut"-siphonen. Arter som mangler siphon koordinerer gjerne mantel og gjeller slik at der også her dannes et enveissystem.

**FOT:** Foten er en muskulær forlengelse av visceralmassens ventralside. Den mangler eller er lite utviklet hos fastsittende og "svømmende" arter. Fotens primære funksjon er bevegelse, og hos arter som lever i bunnsedimentene brukes den som graveredskap. Den tjener også til å til å feie ut fremmedlegemer fra mantelhulen. Ventralt på fotens basale del finnes byssuskjertelen. Kjertelen produserer et sekret som blir til byssustråder. Disse trådene fester skjellet til underlaget. Særlig tydelig er byssustrådene hos blåskjell.

**GJELLER:** Gjellene finnes i skjelllets mantelhule, med én gjelle på hver side. Hver gjelle består av to gjelleblad med to rader gjellelameller på hver. Dorsalt og fremme på skjellet ender gjellene inn mot labialpalpene. Hos noen arter, som f.eks. østers, danner gjelle og mantel ventralt og bak på skjellet en kloakk-kanal. Foruten å være respirasjonsorganer separerer gjellene fødepartikler fra inngående vannstrøm og frakter dem mot munnen. Gjellene frakter også kjønnsproduktene. En koordinering av lukkemuskel, gjeller og gonade gjør at spesialiserte organer til transport av kjønnsceller er overflødig.

**FORDØYELSESSYSTEM:** På begge sider av munnen ligger et par labialpalper. Den ytre er en forlengelse av av den dorsale leppe, den indre av ventrale leppe. Labialpalpene er gjerne cilierte og sorterer fødepartikler som blir levert fra gjellene. Svelget, oesophagus, er hos skjellene en kort ciliert trakt inn mot magen. Magen har en relativt kompleks form, og er omgitt av hepatopankreas, fordøyelseskjertelen. Denne ligger som en mørk masse av kjertelvev rundt mage og deler av tarmen. Tarmen gjør en løkke i visceralmassen, og passerer gjennom eller langs pericardiet før den ender i rectum på dorsalsiden av bakre lukkemuskel. (Hele fordøyelsessystemet illustreres kanskje best ved å sammenlikne illustrasjonene i figur 1). Hos de fleste skjell finnes også den såkalte "krystallinske stav". Staven ligger i en sekk som er en utvekst vegg i magesekken. Den er gelatinøs, er bygget opp av mucoproteiner og har varierende størrelse og farge. Den krystallinske stav er et reservoar av fordøyelsesenzymer som gradvis frigjøres i magen.

**SIRKULASJONSSYSTEM:** Skjellenes hjerte er symmetrisk og består av to aurikler og en ventrikkel. Blodvæsken er ufarget, og åresystemet er delvis åpent. Viscera forsynes med blodvæske, hemolymfe, fra aorta som kommer fra den muskulære ventrikkelen. Aortasystemet ender i knutepunkt hvorfra vevet "bades" i hemolymfe. Blodcellene, hemocytene, kan sirkulere fritt i vevet. (Hemocytene blir senere nevnt i DEL 3). Vevet forsynes med næringsrik hemolymfe fra fordøyelsessystemet og oksygenert hemolymfe fra gjellene. Deoksygenert hemolymfe går via nyrene til gjellene. Oksygenert hemolymfe returnerer til gjellevenene og hjertets aurikler. Også mantelen spiller en rolle som respirasjonsorgan, og oksygen tas direkte opp fra mantelhulen. Hemolymfe herfra går direkte til hjertet.

**EKSKRESJON:** Ekskresjonsorganene består av to tubulære nyrer. En sekretorisk del er åpen i eller like etter pericardiet. Den andre delen former en blære og åpner seg i mantelhulen på dorsalsiden av gjellene.

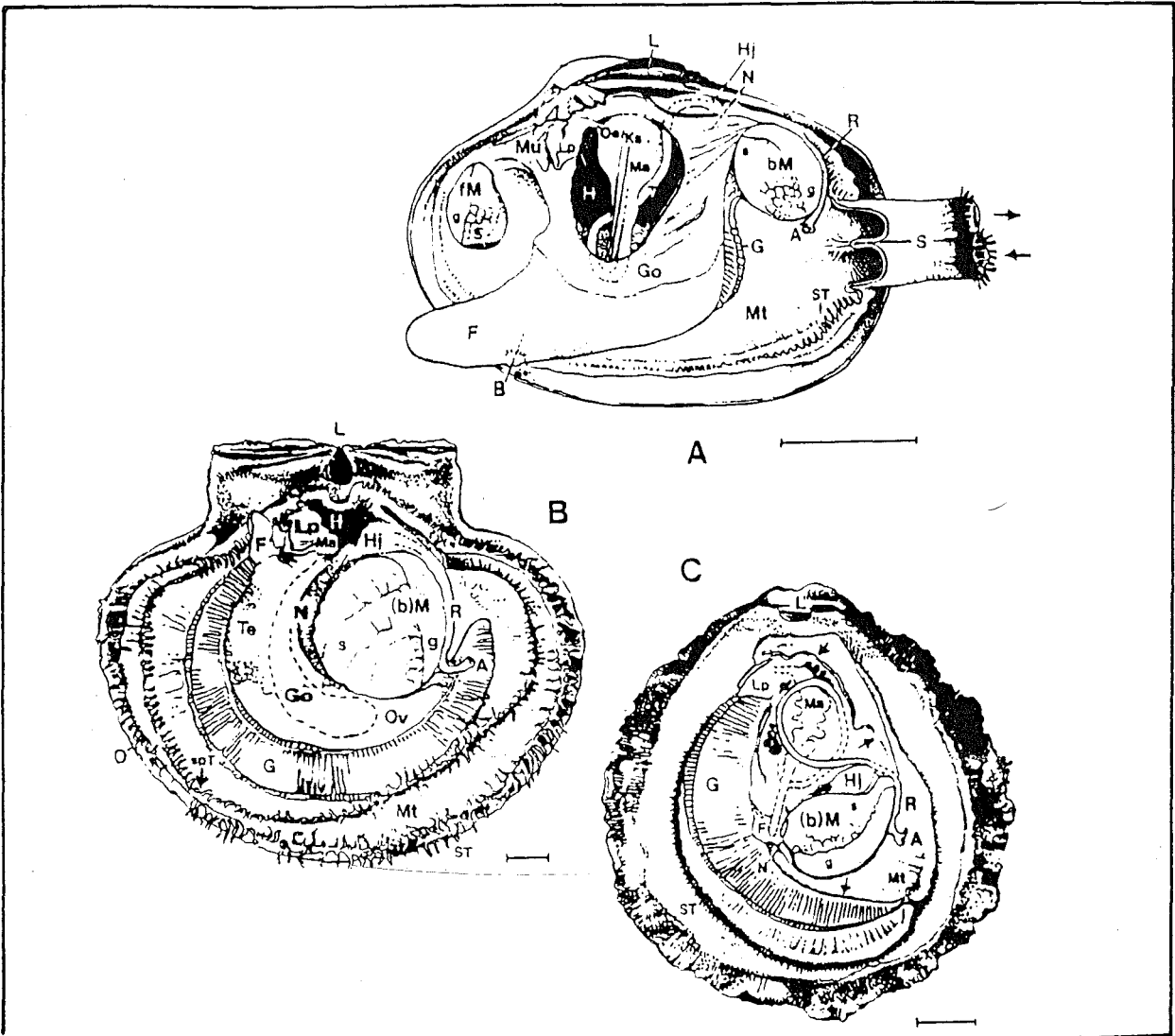
**NERVE- OG SANSEORGANER:** Bivalvene har et enkelt bilateralt symmetrisk nervesystem med tre par ganglier; cerebralt, pedialt og visceralt, og to par lange nervetråder. Som tidligere nevnt er den mellomste folden av mantelens ytterkant tettest besatt med sensoriske celler.

**REPRODUKSJON:** De fleste bivalver er særkjønnede. Noen er hermafroditter. Eksempelvis kan Ostrea edulis vekse reversibelt mellom hann- og hunnkjønn. Hos kamskjellarter som f. eks. Pecten maximus utvikles hannlige og hunnlige kjønnsceller samtidig. Skjellet kan på samme dag gyte både egg og sperm. Gonadene ligger vanligvis i visceralmassen og gjerne forgreinet i foten. Gonadene munner ut i mantelhulen mellom visceralmassen og innerste gjelleblad.

Dannelsen av kjønnsceller er temperatur- og næringsavhengig, og opplagret glykogen brukes som

energireserve for utviklingen. Når forholdene er optimale pumpes kjønnsproduktene ut, og befruktningen skjer fritt i vannmassene. Et unntak er *Ostrea edulis* hvor egg og nyklekkede larver oppbevares og beskyttes i mantelhulen den første tiden.

Skjellarvene lever planktonisk den første tiden. Etter et par uker begynner de å søke etter et egnet bunnsstrat å feste seg på. Aktiviteten øker, og larvene er både kjemo- og fototaxiske. Hvis larvene ikke finner et egnet bunnsstrat vil de utsette nedslaget en viss tid. Larvene reagerer på nærvær av individer av egen art, og ser ut til å gjenkjenne det ytre proteinlaget på skallet, periostracum, både ved direkte kontakt og ved sansing via vannmassene. Larver og bunnslått yngel er avhengige av tilgang på fødepartikler av rett størrelse for å overleve. Diatomeer og flagellater i størrelsesorden 2-10  $\mu\text{m}$  er gode fødeorganismer og utgjør en viktig del av dietten. Kulturer av slike mikroalger benyttes som fôr i skjellklekkerier.



FIGUR 1

Tre marine bivalve mollusker. Venstre skjelldel, mantelfold og gjelle er fjernet. A: Teppeskjell, *Ruditapes philippinarum*. Visceralmassen er åpnet og fordøyelsesorganer inntegnet skjematisk. Plassering av nyrer og byssuskjertel er indikert. B: Kamskjell *Pecten maximus*. Munn, oesophagus, krystallinske stav og byssuskjertel er ikke markert. Tarmens løkke gjennom gonade og pericardium er indikert med stiplet linje. Mantelfolden med sperretentakler er delvis inntrukket. Noen få ocelli er synlige mellom sensoriske tentakler. C: Europeisk flatøsters, *Ostrea edulis*. Merk at venstre skjelldel (fjernet) her er det buede, underliggende. (Skjellet ligger på høyre skjelldel for enklere sammenlikning med A og B). Toppen av visceralmassen er fjernet og deler av snittlinjen er markert. Deler av hepatopankreas er synlig. Oesophagus, mage, sekken med den krystallinske stav og deler av tarmen markert med stiplet linje. Nyrens plassering er indikert. Gonaden er forgrenet i visceralmassen og er ikke markert.

A: Anus, B: Byssuskjertel, F: Fot, G: Gjelle, Go: Gonade, H: Hepatopankreas (fordøyelseskjertel), Hj: Hjerne (pericardium), Ks: Krystallinsk stav, L: Ligament, Lp: Labialpalper, Ma: Mage, bM: Bakre lukkemuskel, fM: Fremre lukkemuskel (s=stripet, g=glatt), Mt: Mantel, Mu: Munn, N: Nyre, O: Ocelli, Oe: Oesophagus, Ov: Ovarium, R: Rectum, S: Siphon, ST: Sensoriske tentakler, T: Tarm, sPT: Sperretentakler, Te: Testis. En cm (målestokk) markert.

## DEL 2: ARTER, PRODUKSJON OG PRODUKSJONSTEKNOLOGI

### INNLEDNING

Mollusker har i alle tider vært brukt i menneskenes husholdning. Fra funn i steinalderboplasser kan vi tydelig se at skjell har vært en svært viktig næringskilde. Skjell har vært enkle å få tak i, og de kan også lett oppbevares levende til senere konsum. For oss er ikke skjell og andre mollusker lenger noe "primærnæringsmiddel". Vi skal imidlertid være klar over at når det gjelder konsum av mollusker, så er det vi skandinaver som står i en særklasse, og ikke "alle de andre". Dette kan illustreres med et eksempel fra Frankrike, hvor det årlig konsumeres i størrelsesorden 140.000 tonn stillehavsøsters. Dette skulle tilsvare omlag 50 stk. per innbygger (medregnet spedbarn, oldinger samt alle de som ikke liker skjell). I tillegg til stillehavsøstersen kommer så en rekke andre skjell, snegler og blekkspruter, og vi ser at mollusker her faktisk er et primærnæringsmiddel. I verdensmålestokk ligger produksjonen av bløtdyr og skalldyr i dag i samme størrelsesorden som produksjonen av oppdrettsfisk, og det internasjonale markedet for evertebrater, - både bløtdyr og skalldyr, er økende.

Det er viktig å merke seg at produksjonsmetodene for skjell på mange måter er ulik produksjonen av fisk. Vi finner eksempler på både INTENSIV og EKSTENSIV produksjon, og produksjonsmetodene kan variere sterkt for ulike arter, lokaliteter og oppdrettssituasjoner. Artenes biologi setter naturligvis rammene for produksjonen, og det må taes hensyn til artenes krav til miljø, næringskrav, temperatur- optima osv. Markedene for skjell og skjellprodukter er også avgjørende, ettersom disse vil bestemme produksjonens økonomiske rammer.

Jeg finner det mest oversiktlig å behandle hver art eller familie for seg. Under er de viktigste arter og familier av skjell beskrevet. I hvert delavsnitt er det tatt med litt både om artenes utbredelse, deres særtrekk, om produksjon, sykdommer og produksjonsproblemer. De enkelte sykdommene er grundigere beskrevet i DEL 3.

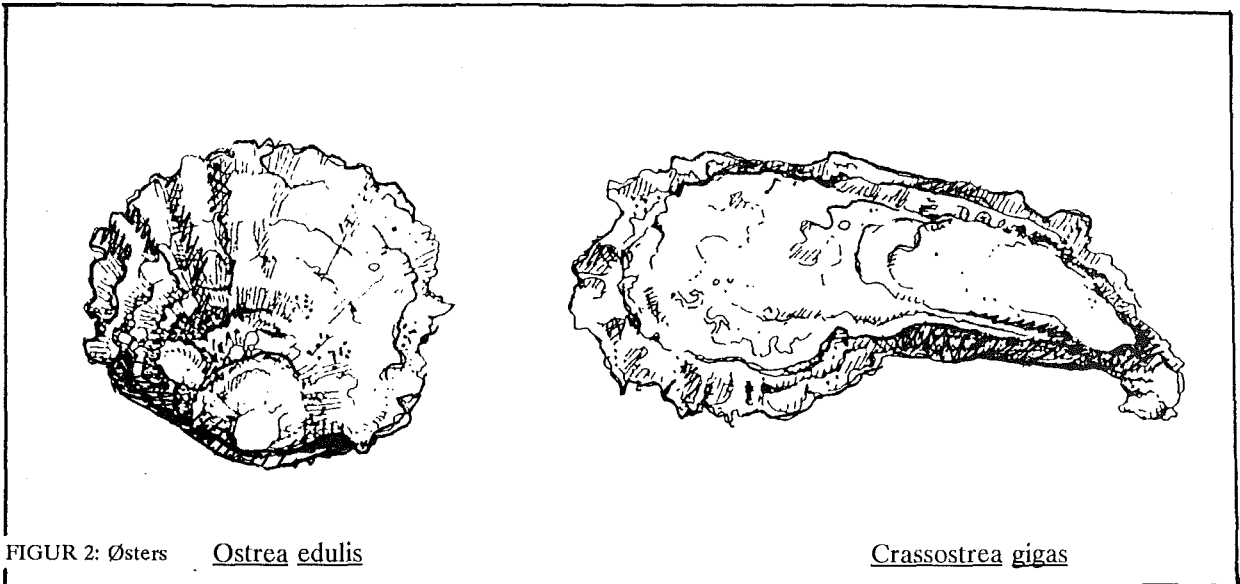
### DE VIKTIGSTE ARTENE:

**ØSTERS:** En rekke østersarter finnes og dyrkes over store deler av verden. I noen områder høstes østersen fra ville bestander. Det vanligste er en halv ekstensiv produksjonsform, hvor man samler opp yngel i områder med høy yngelproduksjon og flytter den til pågroingssteder. Østersen krever relativt høy temperatur for reproduksjon og larveutvikling.

Yngelen samles opp ved at der settes ut yngelsamlere i den fasen hvor yngelen bunnsår (fester seg til et fast underlag). Yngelsamlere kan være laget av praktisk talt hvilket som helst materiale. Eksempler er kalkede takstein, skiferplater, stenger med gamle skjellbiter eller sekker med tomme skjell. Det brukes også skjellgranulat og ulike typer partikler som er så små at kun en eller to skjellarver fester seg på hver partikkel. Granulatet blir ved denne metoden etter kort tid innlemmet i østersskallet, og man får yngel som ikke er festet til noe fast substrat (såkalt "cultchless spat"). Yngelen blir satt til pågroing i nett eller korg, og når markedsstørrelse på tre til fem år.

Her i Norge har vi sjelden forhold som er optimale for skjellenes reproduksjon. Produksjonen har vært knyttet til drift av poller med soloppvarming av vannet og med god næringstilførsel. I pollene dannes et ferskvannslag på toppen av sjøvannet. Dette laget virker som et lokk, og stenger solvarmen inne på samme måten som i et drivhus. I en poll er der allikevel mange faktorer som gjør den til et uforutsigbart produksjonssystem. I moderne østersproduksjon er derfor polldriften gjerne knyttet til et klekkeri med mere kontrollerbare forhold. Oppbygging av et klekkeri krever imidlertid ganske store investeringer, utgifter til drift, utstyr og ekspertise. En viktig, kostbar og krevende funksjon er dyrkingen av mikroalger til fôring av larver og yngel. Et slikt komplett produksjonssystem faller mye dyrere enn en mere ekstensiv produksjonsform med innsamling og flytting av yngel slik det ofte drives i varmere farvann.

Den opprinnelige østersen i våre farvann er Europeisk flatøsters, - Ostrea edulis. Dette er den mest populære og høyest prisede østersen. Uheldigvis viser det seg at den europeiske flatøstersen er svært sensitiv overfor en rekke alvorlige sykdommer, og bestandene er i dag kraftig redusert i store deler av Europa (se DEL 3). Hos oss er denne arten ennå ikke berørt av sykdom. Den Portugisiske østersen, Crassostrea angulata er fullstendig utdødd i størstedelen av det opprinnelige produksjonsområdet. En annen Crassostrea-art, Crassostrea gigas (Stillehavsøsters/gigasøsters/dypøsters/ Japansk østers) som er importert fra Asia, har vist seg å være enklere å produsere og mere resistent mot sykdommer. Denne arten har erstattet flatøstersen og den portugisiske østersen i stort sett alle de store europeiske dyrkingsområdene. Den dyrkes også i Norge, men har et lavere markedspotensiale enn flatøstersen.



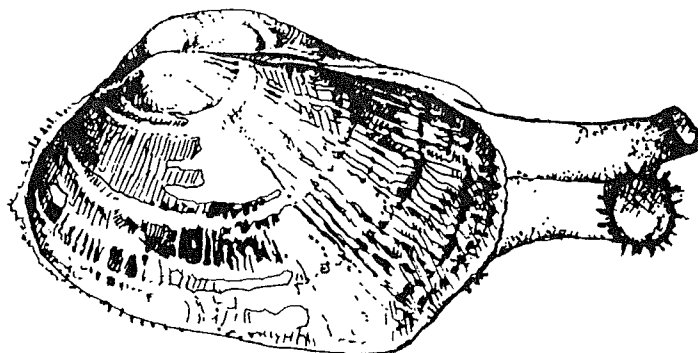
FIGUR 2: Østers Ostrea edulis

Crassostrea gigas

**SANDSKJELL:** En rekke sandskjellarter er høyt skattet, og der drives mange steder en storstilet innsamling av ville skjell. Der drives intensiv yngelproduksjon av noen få arter. I Europa drives der en ganske stor intensiv produksjon av sandskjellartene Ruditapes decussatus og Ruditapes philippinarum. På norsk kalles disse skjellene "teppeskjell", og der hersker en viss forvirring rundt navnetillegningen av disse artene. På latin brukes nemlig både Venerupis, Tapes, og Ruditapes om disse artene, og Ruditapes semidecussatus og Ruditapes philippinarum brukes ofte om hverandre. I oppdretts- sammenheng dreier det seg om to arter, navne- forvirringen til tross: Ruditapes decussatus er en europeisk art, og Ruditapes philippinarum en art som er importert fra Asia. Disse to artene er morfologisk svært like. Den asiatiske arten har imidlertid gitt best resultater i oppdrett, og de fleste steder drives der kun produksjon av denne arten. Teppeskjell produseres en rekke steder i Europa. Det asiatiske teppeskjellet er relativt nylig innført til Norge, og der produseres i dag store kvanta teppeskjellyngel til eksport.

Teppeskjellproduksjonen skjer ved at mordyr gyter under kontrollerte forhold i klekkerier. Bunnslåtte larver holdes i vanngjennomstrømmede systemer hvor de tilføres vann med tilskudd fra algekulturer og/eller vann med tilstrekkelig mengde naturlig mikroalgeflora. Når yngelen er 10-20 mm såes den ut på egnede lokaliteter i strandsonen eller i saltvannsbassenger for tilvekst. Etter to-tre år høstes de så inn ved at de graves eller harves opp av sanden.

Teppeskjellene er svært ettertraktet, og godt betalt. I 1989 var prisen for hele skjell i utsalg i mellom- og sydEuropa opp mot 100 kroner per kilo. Denne prisen er betydelig høyere enn prisen for innsamlede ville sandskjell. Ofte har skjelldyrkerne innsamling av ville skjell som "attåtnæring". De ville skjellene går enten direkte til markedene eller til viderevekst i dammer eller i strandsonen. Både hjerteskjell og sandskjellarter som Donax, Tellina, Scrobicularia, Glycimeris, Venus, Mercenaria og Ruditapes er populære.



FIGUR 3 Teppeskjell, Ruditapes philippinarum

**BLÅSKJELL:** Blåskjell, Mytilus edulis, har en svært vid utbredelse, og finnes over store deler av verden. Det dyrkes i hele Europa. Det største europeiske produksjonsområdet ligger i Galicia i Nord-Spania, og her dyrkes det i størrelsesorden 200.000 tonn blåskjell årlig. I tillegg kommer en liten del Mytilus galloprovincialis som hovedsakelig sannes fra ville bestander. Det dyrkes betydelige kvanta Mytilus edulis også i Frankrike og Nederland. I Norge produseres det kun noen få hundre tonn i året.

Blåskjelldyrkingen er utelukkende basert på innsamling av "vill" yngel. Dette skjer ved at man setter ut yngelsamlere i skjellenes gyteperiode. Det vanligste er å bruke tauverk med en ru overflate. Det er avgjørende å sette samlerne ut på riktig tidspunkt, lokalitet og dyp. Samlerne med nedslått yngel blir så hengt i passende tetthet fra bøystrekk eller flåter. I mellomeuropa dyrkes blåskjell også på tauverk som er tvunnet rundt store trepåler som er slått ned i bunnen i tidevannssonen. En alternativ metode er å strø ut gamle skall med nedslått yngel på en egnet bunnlokalitet, - gjerne en svak skrånende skjernet fjæresone. Etter 1.5 til 3 år har skjellene nådd markedsstørrelse og kan høstes.

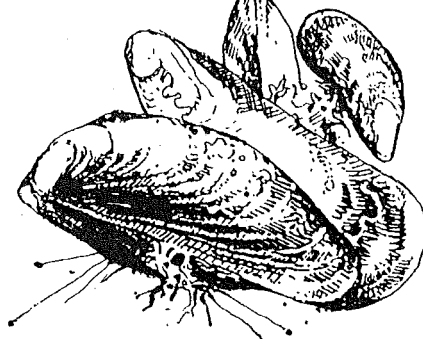
Blåskjellene er utsatt for ganske kraftig predasjon fra både krabbe, sjøstjerner, fisk og fugl. Her i Norge er ærfuglen det største problemet, og store fugleflokker kan på kort tid praktisk talt renspeise er blåskjellanlegg.

Det største problemet for blåskjellnæringen er imidlertid ikke predatorer, men toxiner. Under oppblomstringer av toxinproduserende alger akkumuleres toxiner i skjellene slik at skjellene blir giftige for konsumentene. Toxinene deles inn i to grupper:

DSP (Diarrhetic Shellfish Poisoning) som er forårsaket hovedsakelig av dinoflagellaten Dinophysis sp. forekommer vanligst om høsten, men er også et problem på andre tider av året. Forgiftninger kan forårsake kraftig diarree, men er ikke livstruende. Toxiniteten av skjellene måles ved intraperitoneal injeksjon av oppløst skjellmateriale i mus, såkalt "musetest". Denne metoden er for langsom og usikker til å fungere helt tilfredsstillende, og ser etter hvert ut til å bli erstattet av analyser basert på høytrykks væskrokromatografi (HPLC). Valg av testmetode og optimalisering av metodene vies i dag stor oppmerksomhet og er gjenstand for betydelig strid.

Den andre gruppen toxiner er PSP (Paralytic Shellfish Poisoning), forårsaket av oppblomstringer av dinoflagellatene Gonyaulax sp. Protogonyaulax sp. Toxinet som forårsaker PSP er en nervegift, og forgiftninger er langt mere alvorlige enn DSP. En kraftig forgiftning er livstruende. PSP forekommer vanligst om våren og forsommeren. Påvisning skjer også her ved hjelp av musetest, men med en annen ekstraksjonsmetode enn for DSP.

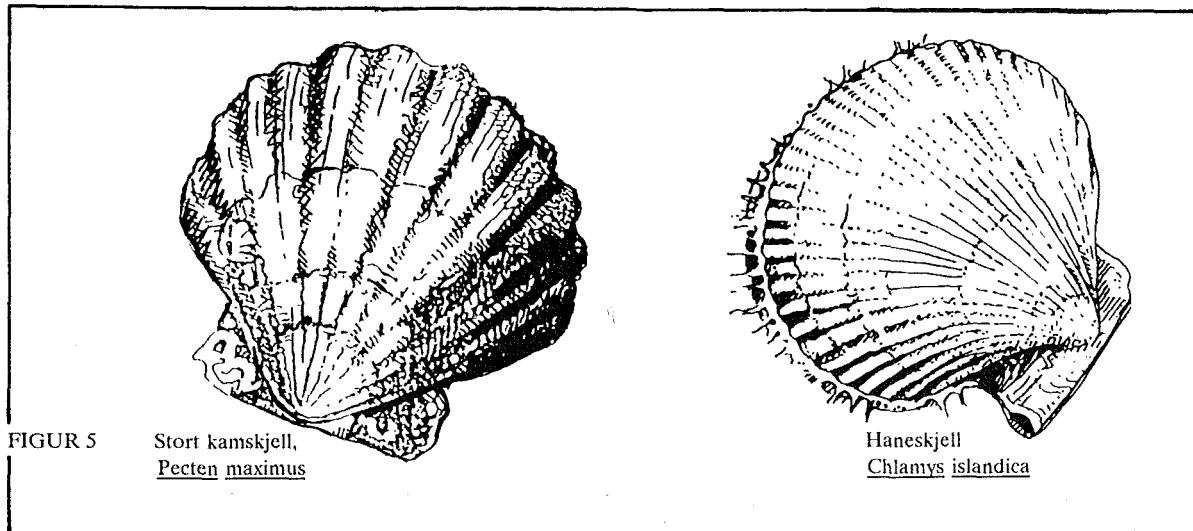
Toxinproblematikken vanskeliggjør omsetningen av blåskjell. Alle partier som høstes må naturligvis med sikkerhet erklæres giftfrie før de skal ut på markedet, og testingen både forsinker og fordyrer omsetningen av skjellene.



FIGUR 4: Blåskjell, Mytilus edulis

**KAMSKJELL:** Både Chlamys (haneskjell) og Pecten (kamskjell)-arter er interessante i oppdretts-sammenheng. Imidlertid har en reproducerbar intensiv yngelproduksjon vist seg vanskelig. Selv om intensiv yngelproduksjon forekommer, baseres produksjonen i dag hovedsakelig på innsamlet "vill" yngel. Yngelen oppbevares i korg for påvekst. En alternativ metode er å henge eller lime skjellene opp på tauverk. Slik individuell "ørehenging" av kamskjell foregår i stor målestokk i Japan, men er også brukt her i Europa (F. eks. i Spania). Skjellene kan også produseres i "bunnkultur" ved at yngel settes ut på et egnet felt, og sanked når de har nådd markedsstørrelse. Kamskjell og haneskjell krever tre til fire år for å nå markedsstørrelse.

Yngelutsetting brukes også for å styrke ville bestander. Prisen på skjellmat fra disse artene er høy, og et kraftig overfiske har foregått i mange områder. Fiske av kamskjell foregår ved skraping av bunnen med en trålliknende samler, eller ved innsamling ved hjelp av dykkere. Også våre nordlige haneskjellbestander har vært utsatt for rovdrift, og der finnes mange eksempler på at beskatning av bestander av såkalte "pectinide" skjell må skje med varsomhet.



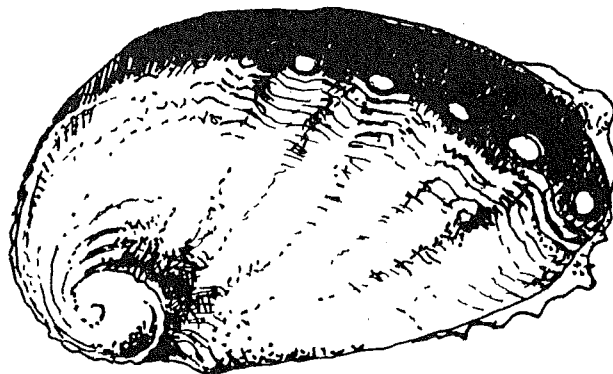
FIGUR 5 Stort kamskjell,  
Pecten maximus

Haneskjell  
Chlamys islandica

**PERLEMOR:** Det er ikke bare skjellmaten som representerer en verdi. Fra enkelte tropiske muslinger er perlemor det primære produkt. Fra abalonesnegl (nevnt under) er også perlemoren verdifull. Vi kjenner alle til verdien av perler. Perler dannes ved at fremmedlegemer som trenger inn i skjellene mellom skallet og mantelen blir innkapslet i conchyolin (perlemorstoff). Perler dannes hos alle skjellarter, men kun hos noen få arter blir de blanke og vakre nok til å bli verdifulle. Storstilet leting etter perler har ført til at ferskvannsmuslingen Margaritana margaritifera i dag er fullstendig utryddet i mange vassdrag. Kommersiell perle- produksjon skjer ved innplantning av fremmedlegemer i spesielle arter "perlemuslinger".

**SNEGLER:** Også enkelte typer snegler er interessante i oppdrettsammenheng. I varmere farvann drives der oppdrett av abalonesnegl, Haliotis sp. Der finnes en rekke arter, og de fleste er relativt varmekjære. Vill abalone finnes i mange farvann. I Atlanterhavet finnes abalone nord til Den engelske kanal, og i Stillehavet nord til Alaska. Det er mulig at noen av artene vil kunne oppdrettes også våre farvann. Muskel fra abalone er et av de mest eksklusive sjømatprodukter som finnes. I tillegg til muskelen kan også skallene brukes. Perlemoren fra abalonesnegl er svært vakker, og brukes til å lage souvenirs, smykker, knapper etc.





FIGUR 6: Abalonesnegl, Haliotis sp.

Snegler sankes også til konsum, og en rekke marine snegler er en naturlig del av sjømat-menyene både i og utenfor Europa. Arter som er velkjente fra vår hjemlige fauna, som strandsnegl, purpurnegl og kongesnegl, er ikke utnyttet hos oss, men høyt verdsatt utenfor Skandinavia.

### DEL 3: SYKDOMMER HOS BIVALVE MOLLUSKER

#### INNLEDNING

Mollusker er vertsdyr for patogene organismer fra alle de grupper vi kjenner fra marin vertebrat patologi. I dag kjenner vi bedre til sykdommer hos bivalve mollusker enn hos andre marine evertebrater. Grunnen til dette er naturligvis skjellenes store økonomiske betydning. Arbeidet med skjellsykdommer har derfor vært konsentrert rundt sykdommer som berører de kommersielt viktige artene.

Molluskenes immunforsvar er uspesifikt eller har svært lav spesifisitet til antigenet. Det er ikke funnet anticeller eller spesifikke antistoffer, og det er heller ikke ført bevis for noen "hukommelsesfunksjon" som ved annen gangs eksponering gjenkjenner antigenet. Dette gjør naturligvis en tradisjonell vaksinerings av bivalve mollusker umulig. Hemocytter er de eneste sirkulerende "blodceller". Hemocytene har ulike funksjoner; fagocytose, innkapsling av antigen, reparasjon av skader, samt syntese og utskillelse av forsvarstoffer i hemolymfen. Et samspill mellom celler og forsvarstoffer danner et immunsystem som på tross av å være uspesifikt ser ut til å være svært effektivt.

Definisjonene av sykdom og hva som er en patogen organisme kan ofte være noe uklare. Det kan forekomme vert- parasittforhold hvor parasitten gjør liten skade hos vertsdyret. I andre tilfeller kan en ellers harmløs organisme opptre som opportunist og bli fatal i kombinasjon med andre ugunstige faktorer. I denne delen av kompendiet beskrives de viktigste problemene med sykdom og parasittisme hos skjell. Stoffet er delt inn etter grupper av patogene organismer. Eksempelene er i hovedsak hentet fra europeiske skjellbestander og fra kommersielt interessante arter.

## PATOLOGI

### VIRUS:

Det er i mange tilfeller vanskelig å si hvilken rolle virus spiller for skjellenes helsetilstand. Virus som følger med filtrert materiale inn i skjellets fordøyelsessystem overlever ofte bemerkelsesverdig godt i skjellet. I mange tilfeller er det antatt at virus er "stressparasitter", i andre er det vist at de er "sanne" patogener.

De mest fatale tilfellene av virussykdommer hos bivalve mollusker er forårsaket av virus fra familien "Iridoviridae": I 1967 oppdaget man i Frankrike en sykdom hos portugisisk østers, Crassostrea angulata. Sykdommen, som ble kalt "gill disease", gjellesyke, var forårsaket av et Iridovirus som morfologisk likner "Lymphocystis disease virus" hos fisk. I årene frem til 1973 førte flere sykdomsutbrudd grunnet dette, og kanskje andre iridovirus, til en total utslettelse av Crassostrea angulata fra franske produksjonsområder. Den årlige produksjonen før 1967 var på 60-90.000 tonn. Begynnende gjellesyke arter seg som gule flekker på gjeller og palper. Flekkene øker i størrelse til å bli store nekroser og hull. Til slutt ødelegges gjellefilamentene helt, og også muskelvev og mantel ødelegges. I Portugal finnes viruset antakelig latent i Crassostrea angulata bestander. Det er gjort forsøk på å sette ut portugisisk østers i områder hvor arten er forsvunnet, men skjellene blir raskt angrepet av gjellesyke. Viruset ser med andre ord ut til å finnes latent i miljøet.

I Frankrike ble stillehavsøstersen Crassostrea gigas, innført fra Asia i 1960-årene, og denne arten har overtatt produksjonen. Det ble observert gjellesyke også hos Crassostrea gigas, men med mindre alvorlige sykdomsutbrudd. Man antar at arten nå er resistent. I perioder har det forekommet dødelighet både både hos Crassostrea gigas og Ostrea edulis med mistanke om iridovirusinfeksjoner. Bildet er her svært uklart, og en klar kobling til dødelighet og til en bestemt virustype mangler. Et annet iridovirus forårsaker "Oyster velar viral disease" som i perioder gir betydelig dødelighet av larver av Crassostrea gigas i amerikanske klekkerier.

### BAKTERIER:

Friske bivalver kan akkumulere store mengder "vanlige" marine bakterier uten at disse er patogener. Man kjenner imidlertid til at vanlige harmløse bakterier opptre som opportunistiske patogener i svekkede skjell. Skjell kan også være bærere av humanpatogene bakterier (og virus). Kjente bakterier er Vibrio parahaemolyticus og Vibrio cholerae. Tallrike tilfeller av gastroenteritt og hepatitt er sporet tilbake til konsum av kontaminerte rå skjell.

Arter som er opportunistisk patogener for skjellene er Vibrio parahaemolyticus, V. anguillarum og V. alginolyticus. Skjell- larver, gjerne i klekkerier, er mere utsatt enn adulte skjell. En spesifikk patogen Vibrio er isolert fra teppeskjell i Frankrike. En generell fare er også begroing og bakterieoppblomst- ringer i kulturer av skjellarver.

Obligat intracellulære bakterier fra gruppene Rickettsiae og Chlamydiae samt Mycoplasma er kjent fra bivalver fra midten av 1970-årene. Bakterier fra disse gruppene er fryktet innen humanmedisinen og er kjent som årsak til svært alvorlige sykdommer. Enkelte stammer er i tillegg toksinprodusenter. Selv om det stadig reises spørsmål om i hvilken grad disse bakteriene er "ekte" patogener, regnes særlig Rickettsiae i dag som alvorlig. Infeksjoner, lokalisert i hepatopaneas, nyre og gjeller, er funnet både hos teppeskjell, østers og kamskjellarter. Det arbeides i dag med å bestemme patogenitet, smitteveier og utbredelse av disse infeksjonene.

### SOPP:

Sopp forårsaker infeksjoner både i skjellenes skall og bløtdeler. Phycomyceten Sirolopidium zoophorum forårsaker tilfeller av dødelighet i larvekulturer av bivalver.

Den best beskrevne sopp sykdom, og eldste kjente sykdom hos østers, er "shell disease" beskrevet første gang i 1887. Sykdommen, som er forårsaket av Ostracoblabe implexa angriper i hovedsak Ostrea edulis, men er

også kjent fra Crassostrea angulata. Soppen lever i skallet, og angriper primært ikke bløtdelene. Ved infeksjon får skallets innside kalkhvite flekker som utvikler seg til grønne utvekster av conchyolin (perlemorstoff). Dette er utmerket næring for soppen, og videre utvikling fører til skalldeformasjoner som til slutt fører til at skjellet ikke kan lukke seg. Soppen har optimal vekst ved relativt høy temperatur, og sykdommen utvikles ved vanntemperaturer over 19°C. Soppen kan overleve i skallbiter fra døde skjell og kan derfor raskt infisere "friske" skjell som settes ut.

## PROTOZOOER:

Protozoer er ansvarlige for de mest alvorlige sykdommer hos skjell. Sandskjellarter ser ut til å være mere motstandsdyktige enn østers. De viktigste patogene protozoene er Perkinsus fra fylum Apicomplexa, og Marteilia, Haplosporidium / Minchinia og Bonamia fra fylum Ascetospora. En rekke protozoer fra andre fyla er funnet hos bivalver. De fleste er antakelig arter som finnes i fordøyelseskanalen hos bivalvene som mere eller mindre "naturlig" tarmflora. Noen invaderer gjerne svekkede dyr eller er opportunistisk patogene. Ofte er både vertsforhold og patogenitet uklart beskrevet for disse protozoene.

Perkinsus; Denne protozoen er funnet hos Crassostrea virginica, teppeskjellene Ruditapes decussatus og Ruditapes philippinarum, Ostra edulis og blåskjell, Mytilus edulis. Den fører til alvorlige tap av dyrkede skjell. Det er hittil bestemt og navngitt én art hos marine bivalver; Perkinsus marinus, som altså ikke ser ut til å være artsspesifikk. Arten ble beskrevet først fra Crassostrea virginica i 1950 under navnet Dermocystidium marinum. En annen Perkinsus-art er funnet hos Haliotis sp. (Abalone- snegl) i Australia. Tidlig i infeksjonsforløpet finner man parasitten i tarmepitel med en lokal betennelsesreaksjon. Parasittens reproduksjonen er vegetativ med todeling av en encellet aplanospore til dannelse av sporangier med 4-64 aplanosporer. Det dannes gradvis en vakuole som opptar opptil 90% av celle- volumet. Ved frigjøring fra vevet til vannmassene utvikles aplanosporer til zoosporangier. Fra zoosporangiene frigjøres biflagellerte zoosporer som invaderer nye vertsdyr. Overføringen kan skje direkte eller via vertens hemocytter, kanskje også via predatorer. Utviklingen av parasitten fører til en degradering av epitelceller og basalmembran. Sporer frigjøres i fordøyelseskanalen. Også annet vev angripes, og lysis av vevet er årsak til at skjellet dør. Parasitten kan sees mikroskopisk som runde celler, 3-15 µm i diameter, gjerne som flercelleaggregater. Det er sterk hemocytisk aktivitet i omliggende vev. Typisk for Perkinsus marinus er en perifer kjerne, fibrogranulær cellevegg og den store vakuolen med vacuoplast. Syke skjell har ødelagt fordøyelsessystem og skader i andre indre organer. Hos teppeskjell er det observert synlige hvite cyster. Perkinsus marinus utvikler seg ved temperaturer over 20°C, og krever en salinitet på 15-20 promille for utvikling av sporer. Parasitten kan finnes "hvilende" under andre og mere ugunstige forhold.

Marteilia; Totalt er syv arter registrert hos bivalve mollusker. Mest kjent er M. refringens som forårsaker "digestive gland disease" hos Ostrea edulis. En annen art, M. sydneyi, er funnet hos australsk østers, Saccostrea commercialis. Denne parasitten har en uvanlig og tildels ukjent livssyklus. Hos M. refringens er utgangspunktet en vegetativ, uninukleær "primærcelle" med haplosporosomer. Denne cellen finnes som en oval plasmodial form i hepatopaneas og tarm, mellom epitelceller og i omliggende bindevev, sjeldent også i gjelleepitel. Primærcellen er 5-8 µm lang, med plasmalemma, men uten cellevegg eller fibrillag. Ved sporulering får den primære cellen i en vakuole en "sekundær" celle uten haplosporosomer. Denne "presporangieformen" er ca. 8 µm lang. Den sekundære cellen deler seg suksessivt, og vi får et kompleks av "celler inne i celler". Sporangiet vokser opp til 30 µm. Dette ender i dannelse av sporer som hver består av tre unicellulære protoplaster inne i hverandre. Kun den ytterste av disse har haplosporosomer. Ved modning degenereres den primære cellens kjerne og den delen av sporangiets cytoplasma som ikke er innlemmet av sporenes vegger. Modne sporangier kjennetegnes av store (2.3-4 µm) lange polymorfe legemer som under mikroskopering ser lysreflekterende (refringente) ut. Infiserte skjell er avmagret, har blek, depigmentert fordøyelseskjertel og klarer til slutt ikke å lukke skjelldelene. Forsøk på å infisere østers med sporer har ikke lyktes. Det er ukjent om der finnes smittereservoarer og alternative vertsorganismer.

Haplosporidium. Haplosporidier er svært alvorlige parasitter hos østers. Haplosporidienes livssyklus er ikke kjent i detalj. Haplosporidium costale og H. nelsoni fører til alvorlige tap av Crassostrea virginica i USA. Den sistnevnte betegnes nå vanligvis Minchinia nelsoni. En haplosporidie nå navngitt Minchinia tapetis er funnet hos teppeskjell (Ruditapes decussatus) i Portugal, Spania og Frankrike. Haplosporidier/Minchinia sp. er kjent fra Ostrea edulis i Frankrike og Nederland, men er relativt sjeldne

sammenliknet med den høye prevalensen som er tilfelle for amerikansk østers. Typisk for en Minchinia-infeksjon er en initiell infestasjon i gjellevev og palper. I et mellomstadium dannes der så flerkjenede plasmodier mellom epitelceller i palper, gjeller og i fordøyelseskjertelens bindevev. Plasmodiene differensieres til sporonger som deler seg og endelig danner sporer i tarmens bindevev. Typisk er 5-6 X 4-6 µm store operkulerte sporer med en tykk vegg som som gjør sikker bestemmelse vanskelig uten tyynnsnitning og mikroskopisk undersøkelse. Ved kraftige infeksjoner dannes nekroser i vevet. Det er ingen tydelige eller spesifikke forandringer på syke skjell. Skjellene er magre, har blek fordøyelseskjertel og "gaper" gjerne med inntrukket mantel. Andre spredningsveier enn sporene må finnes ettersom kraftige sykdomsutbrudd er kjent, samtidig som observasjoner av modne sporer er svært sjeldne. Parasitten ser ut til å føre til dødelighet ved lave celletettheter og uten sporulering. Reservoarer og alternative vertsorganismer er ikke kjent.

Bonamia: Bonamia ostreae ble antakelig innført fra USA, og ble funnet i Bretagne i Frankrike i 1979.

Parasitten ble derfra raskt spredd til alle de viktigste produksjonsområdene for østers; Portugal, Spania, Nederland, England og Irland. Sykdommen, som er spesifikk for flatøsters, Ostrea edulis, har hatt store konsekvenser. Dødeligheten er ofte 70-90%. Den franske produksjonen av flatøsters er redusert fra omlag 20.000 tonn til 2.000 tonn årlig. Bestandene er i mange områder så små at man har problemer med å opprettholde stambestandene. Bonamia ostreae er 2-3 µm, uninukleær eller binukleær med haplosporoser. To ulike celletyper er beskrevet: En "dense" form er vanligst. Denne har cytoplasma rikt på ribosomer, kjerne med granulært materiale, ett eller to mitochondrier og haplosporoser. I tillegg finnes et typisk "dense" legeme som er 0.5 µm i diameter og består av lagringsmateriale. Denne formen av parasitten finnes ofte fritt i vevet og fører til direkte infeksjon av nytt individ. En "klar" form, noe lengre (2-4 µm), har kjerne med volumiøs nukleolus. Denne formen har også "membranøse" sekker med assosierte vesikler. Morfologien til denne organellen likner golgiapparatets. Den klare formen representerer kanskje det vegetative stadium med "todeling". Parasitten lever intrahemocytisk og fører til lysis av østersens hemocytter. Typisk for Bonamia-infeksjon er en voldsom hemocytisk aktivitet og ødeleggelse av gjeller og bindevev. Syke dyr får en karakteristisk gullig farge. Ingen sporer er observert. I noen få tilfeller har man observert plasmodiale former med 3-5 nuclei. I New Zealand er en annen patogen Bonamia sp. funnet hos østersen Tiastrea lularica, og Microcytos sp. som er funnet hos amerikanske Crassostrea-arter ser ut til å være en beslektet art.

## ANDRE ORGANISMER:

**DIGENEA:** Digene trematoder er funnet i de fleste skjell. Skjellene er primære eller sekundære vertsdyr. Trematodenes sporocyster og cercarier er konkurrerende om skjellenes næringsstoffer. Trematodene kan svekke vertsdyret, men representerer antakelig ikke noe stort patologisk problem.

**NEMATODA.** Nematoder som hittil er funnet er kun i larvestadium og er lite patogene.

**POLYCHAETER,** ofte Polydora sp. kan føre til ødeleggelse av skallet hos både østers og blåskjell.

**PORIFERA:** Boresvampene er ikke ekte parasitter, men kan være en alvorlig "pest", særlig hos østers. Skallet ødelegges, og bløtdeler kan også skades.

**COPEPODER;** Mytilicola intestinalis finnes i tarmen hos Mytilus edulis, ofte med svært høy prevalens. Denne copepoden sitter fast i skjellets mage og tarmvegg. Den er lite patogen, men forårsaker lokal vevsskade og betennelsesreaksjon. Copepodene konkurrerer om næringsstoffer, og flere individer i hvert skjell kan svekke og ta livet av skjellene. Kvaliteten på infiserte blåskjell er ofte dårlig, og dette er naturligvis uheldig for markedsføring og salg.

**DECAPODER:** Små krabber finnes som kommensaler, mutualister og parasitter i mantelhulen hos enkelte skjell. De kan forårsake irritasjon og skade på yttersiden av skjellets organer.

**GASTROPODA:** Snegler fører i enkelte områder til skade og ødeleggelse av skjellenes skaldeler. Tøffelsneglen, Crepidula fornicata kan forekomme i enorme antall på østersbanker. Den kan resultere i skalledeformasjon, og er i tillegg et problem ved å dekke bunnen i slik grad at skjellarvene hindres i å feste seg til et fast underlag.

## MILJØFAKTORER:

Tributyltinn, TBT, fører til alvorlig deformasjon av skallet hos østers. En forurensningskilde var bunnstoff brukt på båter. TBT til dette bruk er i dag forbudt, men TBT-forbindelser er fremdeles i bruk i insekticider brukt landbruket.

I Frankrike har man problemer med dødelighet av teppeskjell, Ruditapes philippinarum. Syke skjell utvikler et "brunt" bånd av conchyolin ved mantelkanten. Årsaken til sykdommen er foreløpig ikke kjent med sikkerhet. Det ble først antatt at dødeligheten var følgen av en irritasjonsrespons induisert av fysisk/kjemiske faktorer. Det ser nå ut til at tilstedeværelsen av en Vibrio sp. kan være årsaken.

## FORSKNING OG FORVALTNING:

Etter som problemene forbundet med skjellproduksjonen øker, arbeider man i Europa i større og større grad med sykdommer hos skjell. Man søker større kunnskap om de enkelte patogene organismer, relasjoner parasitt/vertsdyr, bivalvenes immunrespons, sykdomsbilder, spredningsveier og parasittenes utbredelse. Særlig i forbindelse med utbredelsen av patogene organismer er internasjonalt samarbeid av stor viktighet. Det arbeides nå med en plan for at de alvorligste sykdommene hos bivalver skal bli meldepliktige på lik linje med fiskesykdommer. Våre egne skjellbestander er i liten grad undersøkt for tilstedeværelse av alvorlige patogene organismer. Vi har en gammel produksjon av skjell, og i dag ingen alvorlige sykdomsproblemer. Det er imidlertid ikke nok å "anta" at våre bestander er sykdomsfrie. En deltakelse i det europeiske forsknings samarbeidet er derfor en nødvendighet, særlig sett i sammenheng med EFs utarbeidelse av standardiserte krav til helseundersøkelser.

## BAKGRUNNSLITTERATUR:

- Alderman, D,J, Gareth Jones, E,B, 1971: Shell disease of oysters. Fish invest M.A.F.F, Ser. II, 26 (8), 1-19.
- Bayne, B,L, 1969: The gregarious behaviour of the larvae of Ostrea edulis L. at settlement. J. mar. biol. Ass. U.K., 49, 327-356.
- Birkbeck, T,H, Mc Henery, J,G, Nottage, A,S, 1987: Inhibition of filtration in bivalves by marine vibrios. Aquaculture 67, 247-248.
- Chagot, D, Bachere, E, Ruano, F, Comps, M, Grizel, H, 1987: Ultrastructural study of sporulated instars of a haplo- sporidian parasitizing the clam Ruditapes decussatus. Aquaculture 67, 262-263.
- Carmichael, W,W, 1986: Algal toxins. Advances in botanical research, vol 12. Academic Press Inc. London, 47-101.
- Comps, M, Chagot, D, 1987: Patologie animale. -Une parasitose nouvelle chez la palourde Ruditapes decussatus. LCR Acad Sc Paris, 304,ser. 3 (1), 41-44.
- Deconinck, W, Everaerts, M, Lange, I, 1972: Les Invertébrés. De Nederlandsche Boekhandel. De Sikkel, Belgium. ISBN 90 289 9708 3. 204 s. Om mollusker, (s. 90-117).
- Dinamani, P, Hine, P,M, Jones, J,B, 1987: Occurrence and characteristics of the haemocyte parasite Bonamia sp. in the New Zealand dredge oyster Tiastrea lutarica. Dis Aquat Org 3, 37-44.
- Elston, R,A, Wilkinson, M,T, 1985: Pathology, management and diagnosis of oyster velar virus disease (OVVD). Aquaculture 48, 189-210.

- Elston, R,A, 1986: Occurrence of branchial rickettsiales-like infections in two bivalve molluscs, Tapes japonicus and Patinopecten yessoensis, with comments on their significance. J Fish Dis 9, 69-71.
- Elston, R,A, Farley, C,A, Kent, M,L, 1986: Occurrence and significance of bonamiasis in European flat oysters Ostrea edulis in North America. Dis Aquat Org 2, 49-54.
- Flassch, J,P, Nicolas, J,L, Cochard, J,C, Grizel, H, 1987: Aquaculture des mollusques: La Palourde. Mise en évidence d'une maladie spécifique des élevages larvaires de la palourde. Equinoxe, IFREMER. No. 15, 1987, 32-35.
- Galtsoff, P,S, 1964: The American Oyster Crassostrea virginica Gmelin. Fish Bull, Fish and Wildlife Services 64, U.S. Dept. of the Interior. 480 s.
- Grizel, H, 1987: Les maladies des mollusques: Etiologie et progres recents des recherches. Oceanis 13 (3), 357-370.
- Gulka, G, Chang, P,W, Marti, K,A, 1983: Procaryotic infection associated with a mass mortality of the sea scallop Placopecten magellanicus. J Fish Dis 6, 355-364.
- Gutsell, J,S, 1930: Natural history of the Bay Scallop. Bull. Bureau of Fisheries 46, U.S. Dept. of Commerce, 569-631.
- Grassé, P,P, (red.), 1960: Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Tome 5 Masson et C<sup>ie</sup> Editeurs, France, 1053-2219.
- Howard, D,W, Smith, C,S, 1983: Histological Techniques for Marine Bivalve Mollusks. NOAA Technical Memorandum NMFS-F/NEC-5, Woods Hole, Mass, USA.
- Lauckner, G, 1983: I: Kinne, O. (Red.): Diseases of marine Animals, vol. II. Introduction, Bivalvia to Scaphopoda. Biol. Anstalt Helgoland, ISBN 3 9800818 0 X, (571 s).
- Le Gall, G, Chagot, D, Mialhe, E, Grizel, H, 1988: Branchial Rickettsiales-like infection associated with a mass mortality of sea scallop Pecten maximus. Dis Aquat Org 4, 229-232.
- Miahle, E, Chagot, D, Boulo, V, Comps, M, Ruano, F, Grizel, H, 1987: An infection of Ruditapes decussatus (Bivalvia) by Rickettsiae. Aquaculture 67, 258-259.
- Morrison, C, Shum, G, 1983: Rickettsias in the kidney of the bay scallop Argopecten irradians (Lamarck). J Fish Dis 6, 537-541.
- Mortensen, S. H. og Børsheim, K.Y. (1987). Nedslag hos østerslarver. En litteraturundersøkelse. NTNF. Prosjekt HB 18707, "Yngeloppdrett av østers" Institutt for Mikrobiologi og Plantefysiologi, U.i.B.
- Mortensen, S. (1989). Mange problemer med dyrking av teppe skjell. Norsk Fiskeoppdrett nr.4, 1989.
- Mortensen, S. (1989). Akvatiske iridovirus. Historikk, arbeid og strategi. Norsk Fiskeoppdrett nr. 10, 1989.
- Mortensen, S. (1989). Sneglen Crepidula fornicata. En "Pest" på skjellbankene. Naturen nr. 5, 1989.
- Mortensen, S. (1989). Parasitten Bonamia ostreae,- den største trusselen mot norsk østersproduksjon. Fiskets gang nr.11/12  
Mortensen, S, 1989: Mange problemer med dyrking av teppe- skjell. Norsk Fiskeoppdrett nr. 4, 62-63.
- Nottage, A,S, Birkbeck, T,H, 1987: The role of toxins in Vibrio infections of bivalve molluscs. Aquaculture 67, 244-246.

- Seed, R, 1983: Structural organization, Adaptive radiation and classification of Molluscs. *The Mollusca* 1, 1-54.
- Sminia, T, Van der Knaap, W,P, 1986: Immunoreaction in invertebrates with special reference to molluscs, s. 112-124. I: Brehélin, M (Red.): *Immunity in invertebrates*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg.
- Sminia, T, Van der Knaap, W,P, 1987: Cells and molecules in molluscan immunology. *Developmental and Comparative Immunology* 11, 17-28.
- Stavøstrand, S.M. 1989 (Red.): Norsk skjellnæring: Strategi for utvikling. Rapport NTNØ / Svanø stiftelse.