

Issy-les-Moulineaux, le 12 mai 2016

Objet : « Expertise *Crassostrea angulata* »

Directeur des Pêches Maritimes & de l'Aquaculture

Saisine 16-9757

92055 La Défense - Cedex

N/Réf : PDG/SL/16-068

le président directeur général

**Institut français de Recherche  
pour l'Exploitation de la Mer**

Etablissement public à caractère  
industriel et commercial

**Siège social**

155, rue Jean-Jacques Rousseau  
92138 Issy-les-Moulineaux Cedex  
France

R.C.S. Nanterre B 330 715 368

APE 731 Z

SIRET 330 715 368 00297

TVA FR 46 330 715 368

téléphone 33 (0)1 46 48 21 00

télécopie 33 (0)1 46 48 22 48

<http://www.ifremer.fr>

Monsieur le Directeur,

En réponse à votre courrier cité en objet, du 5 avril dernier, je vous prie de bien vouloir trouver ci-joint la synthèse bibliographique relative aux espèces d'huîtres *Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*.

Je vous en souhaite bonne réception et vous prie de croire, Monsieur le Directeur, à l'expression de ma considération distinguée.

PJ : Synthèse + Fiche de satisfaction.



Réponse à la demande d'expertise « *Crassostrea angulata* » de la DPMA :

Synthèse bibliographique - *Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*, deux espèces d'huîtres introduites en Europe

Rédacteurs : S. Lapègue<sup>1</sup>, P. Boudry<sup>2</sup>, A. Huvet<sup>2</sup> et T. Renault<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Ifremer, Unité SG2M, La Tremblade.

<sup>2</sup> Ifremer, Unité PFOM/UMR LEMAR, Plouzané

<sup>3</sup> Ifremer, Département RBE, Nantes.

## Avant-propos :

En comparaison avec *Crassostrea gigas*, *Crassostrea angulata* a fait l'objet d'un nombre réduit d'études scientifiques publiées dans les revues scientifiques. Dans le « Web of Science », on peut en effet noter :

- 82 contre 1918 articles publiés entre 1950 et ce jour mentionnant respectivement les termes *C. angulata* ou *C. gigas* dans leurs titres.
- 169 contre 6633 articles publiés référant respectivement aux termes *C. angulata* ou *C. gigas* dans leurs sujets.

On constate cependant l'émergence d'articles en provenance d'Asie (plus particulièrement la Chine) depuis la récente « redécouverte » de *C. angulata* dans cette partie du monde (voir ci-dessous).

## *C. angulata* et *C. gigas* en Europe : deux espèces introduites

Ces deux espèces d'huîtres, *Crassostrea gigas*, l'huître du Pacifique (ou huître japonaise), et *C. angulata*, l'huître portugaise, ont été initialement décrites par Thunberg au Japon en 1793 et par Lamarck au Portugal en 1819 respectivement. L'introduction de *C. gigas* a été réalisée volontairement depuis le Japon et le Canada en Europe au début des années 1970 pour remplacer l'huître portugaise afin de soutenir la production ostréicole française (Grizel et Héral 1991). Comme l'indique son nom commun, l'huître portugaise a longtemps été considérée comme originaire du Portugal. Toutefois, des études, basées sur l'analyse de l'ADN, ont démontré son origine asiatique (O'Foighil et al. 1998) et plus précisément de Taïwan (Boudry et al. 1998, Huvet et al. 2000), introduite probablement par les premiers navires marchands au cours du 16<sup>ème</sup> siècle. Depuis ces études, la large présence de *C. angulata* au sud de la Chine, au Japon, et à Taïwan a été rapportée (Lapègue et al. 2004, Zhong et al. 2014, Sekino et Yamashita 2013), et en particulier au sud de la Chine où elle est également dénommée « huître de Fujian ». Cette large distribution en Asie et la grande diversité génétique observée confirment l'hypothèse d'un transfert historique de *C. angulata* en provenance d'Asie (Taïwan ou Chine) vers l'Europe (Wang et al. 2010).

## Distribution géographique de *C. angulata* et *C. gigas* en Europe



Suite à la quasi disparition de *C. angulata* le long des côtes françaises et l'expansion ultérieure de *C. gigas*, la répartition des populations de *C. angulata* en Europe était peu connue du fait de l'impossibilité de les distinguer sur la base de caractères morphologiques. Plusieurs études du début des années 2000, basées sur des marqueurs de l'ADN mitochondrial et nucléaire, ont permis de montrer la présence de seulement quelques populations conséquentes au sud du Portugal (Boudry et al. 1998, Huvet et al. 2000). En 2002, la composition génétique de dix-sept populations d'huîtres creuses échantillonnées en France, en Espagne, au Portugal, au Maroc et en Italie, a permis de mettre en évidence deux zones géographiques distinctes (Fabioux et al. 2002). Toutes les populations, situées dans le nord de la zone échantillonnée en Europe, étaient principalement constituées d'huîtres *C. gigas*. Inversement, les populations sud européennes et marocaines étaient principalement composées d'huîtres *C. angulata*. Les résultats ont montré de rares zones de coexistence des deux espèces dans quelques populations en France (Vieux Boucau) et dans le nord de l'Espagne (Ribadesella, province des Asturies), suggérant la présence ancienne de *C. angulata* sur ces côtes.

## Quelles différences morphologiques et physiologiques entre les deux espèces ?

*C. gigas* et *C. angulata* présentent des ressemblances morphologiques importantes (Ranson 1948, Ranson 1960, Menzel 1974), et il est impossible de les distinguer sans ambiguïté, sur la seule base de ces critères, même en considérant certaines différences pour la profondeur de la valve inférieure, la hauteur de l'empreinte du muscle et la longueur du ligament de la charnière (Batista et al. 2008). De plus, Batista et al. (2008) ont rapporté des différences de coloration de l'empreinte du muscle adducteur à l'intérieur de la coquille. Les comparaisons de performances ont montré un rendement de production de *C. gigas* supérieur en France (His 1972, Héral et al. 1986, Soletchnik et al. 2002), et un taux de croissance deux fois plus élevé que celui observé pour l'huître portugaise (Bougrier et al. 1986). Ces différences ont été associées à des caractéristiques écophysiologiques différentes en termes de filtration (His 1972), de consommation d'oxygène (Gouletquer et al. 1999, Haure et al. 2003), de consommation alimentaire (Haure et al. 2003) et d'allocation à la reproduction (Soletchnik et al. 2002) permettant d'expliquer les différences de croissance observées. L'origine génétique des populations est également une source importante de variation au sein de chaque espèce. Des différences claires ont été révélées dans un environnement commun pour des descendants de première génération *C. gigas* et *C. angulata* en termes de survie et de caractéristiques de reproduction selon l'espèce et aussi selon l'origine géographique de la population parentale (Huvet 2000).

## Les agents infectieux détectés chez *C. angulata* en France et en Europe

### *Des virus de type iridovirus*

Des mortalités massives ont été rapportées en France chez les huîtres portugaises, *C. angulata*, entre 1966 et 1973 et ont été associées à la détection de virus de type iridovirus. Deux maladies ont pu être décrites au cours de cette période touchant les huîtres portugaises adultes (Comps & Duthoit 1976, Comps et al. 1976, Comps et Bonami 1977,



Comps 1980). La première, la « maladie des branchies », a été associée à la détection d'un virus de type iridovirus (GNV pour « gill necrosis virus »). Cette maladie a été interprétée comme à l'origine des épisodes de mortalité massive observés affectant les huîtres portugaises le long du littoral français entre 1966 et 1969. Elle semble avoir également affecté l'huître creuse, *C. gigas*, mais dans une moindre mesure. En effet, si des lésions au niveau des branchies ont pu être observées chez cette espèce, elles sont apparues toujours limitées (Comps, 1970). Il est à noter qu'aucune analyse en microscopie électronique à transmission n'a été réalisée à cette époque sur les lots concernés et qu'il n'a donc pas été possible de mettre en évidence un virus chez *C. gigas*. En 1970, des mortalités ont été à nouveau rapportées affectant les huîtres portugaises. Une seconde maladie a alors été décrite et appelée « maladie hémocytaire » en association à la détection d'un virus de type iridovirus (HIV pour Hemocyte Infection Virus). Des mortalités massives entre 1970 et 1973 ont eu pour conséquence la quasi totale disparition à partir de 1973 de l'huître portugaise le long du littoral français. Durant cette période, aucun phénomène de mortalité anormale n'a été rapporté parmi les huîtres *C. gigas*, cette dernière espèce ayant remplacé l'huître portugaise après sa disparition (Bonami 1977). Cependant, une maladie comparable a été décrite affectant l'huître creuse, *C. gigas*, en France lors d'un épisode de mortalité (15%) observé au cours de l'été 1977 dans le bassin d'Arcachon (Comps et Bonami 1977).

Si les caractéristiques ultrastructurales des virus GNV et HIV ainsi que celles du virus détecté chez *C. gigas* sont proches, certaines différences ont pu être observées. Par ailleurs ces caractéristiques ultrastructurales, ainsi que leur présence détectée uniquement dans le cytoplasme des cellules infectées les ont fait rapprocher de la famille *Iridoviridae*. Cependant, il n'est aujourd'hui pas possible d'identifier ces virus avec certitude. En effet, aucun d'eux n'a fait l'objet d'analyses moléculaires permettant de les assigner de manière sûre à une famille virale donnée. De plus, si différentes observations permettent d'établir un lien entre la détection de virus et les phénomènes de mortalité rapportés chez les huîtres portugaises le long du littoral français à la fin des années 1960 et au début des années 1970, la démonstration n'a pas été faite à ce jour que ces virus étaient responsables des maladies rapportées (pas d'essai de reproduction de la maladie et de mortalité, pas d'étude épidémiologique, .....). Il est cependant à noter que Bougrier et al. (1986) lors d'un essai de réimplantation de *C. angulata* en France intégrant des hybrides *C. angulata* - *C. gigas* ont pu observer des mortalités. Les analyses effectuées ont révélé la présence de lésions et d'un virus comparables à ceux décrits par Comps et al. (1976) dans le lot d'huître portugaise, *C. angulata*. De plus, des examens réalisés sur frottis, ont permis de détecter des cellules anormales chez une huître hybride (AG) laissant suspecter la présence du virus chez cet animal. Ces résultats suggèrent que *C. angulata* était toujours sensible à l'infection virale mais qu'également les hybrides pourraient y être sensibles.

#### *Le virus OsHV-1 (ostreid herpesvirus type 1)*

Le virus OsHV-1 a été détecté associé à des épisodes de mortalité massive affectant les larves et le naissain de *C. gigas* en France et dans le monde. Par ailleurs, il a pu être montré qu'une suspension de tissus provenant de larves d'huîtres *C. gigas* infectées pouvait induire une infection chez des larves d'huître *C. angulata* en conditions expérimentales (Arzul et al. 2001). Batista et al. (2016) ont également rapporté la détection du virus OsHV-1 par PCR et par hybridation in situ dans les branchies d'huîtres *C. angulata*, *C. gigas* et d'hybrides élevées au Portugal dans le Ria Formosa. Plus récemment, en 2011 et 2013, des



événements de mortalité d'huîtres *C. angulata* adultes, collectés dans la Ria Formosa (Portugal), ont été observés (Batista et al. 2015). L'ADN du virus OsHV-1 a été détecté par PCR dans toutes les huîtres moribondes analysées. A la même période des lots d'huîtres issus de croisements intra et interspécifiques (*C. gigas* et *C. angulata*) ont été testés en France en laboratoire et sur estran (Benabdelmouna et al. com. pers). L'ensemble des lots a montré des mortalités élevées au stade naissain (80 à 100%). Ces mortalités ont été associées à la détection du virus OsHV-1. L'espèce *C. angulata* apparaît donc sensible à l'infection par le virus OsHV-1.

## *C. angulata* et *C. gigas* : deux huîtres qui peuvent facilement se croiser et s'hybrident en milieu naturel

*C. angulata* et *C. gigas* peuvent se croiser en laboratoire (Imai et Sakai 1961, Menzel 1974, Gaffney et Allen 1993) sans barrière à l'hybridation (Huvet et al. 2001) et génèrent une descendance viable et fertile (Huvet et al. 2002). Dans le milieu naturel, ces hybridations ont également été démontrées à l'aide de marqueurs génétiques notamment au Portugal où les deux espèces sont en contact suite à l'introduction récente de *C. gigas* pour la production ostréicole (Huvet et al. 2004). Les observations chromosomiques ont révélé des différences cytogénétiques (Leitao et al. 2004), mais ont confirmé leur possibilité d'hybridation (Leitao et al. 2007) et leur forte proximité génétique. Cette étude zone d'hybridation dans le sud de l'Europe suggère une récente modification de la composition génétique des populations et montre que les activités humaines ont créé des zones de contact entre les deux espèces alors qu'aucune zone naturelle de sympatrie n'avait été mise en évidence en Europe puisqu'aucune reproduction naturelle d'huître creuse n'avait été observée du nord de l'Espagne (La Corogne) jusqu'à Porto au Portugal.

## Une seule et même espèce ?

La question reste ouverte quant à savoir si *C. gigas* et *C. angulata* sont deux espèces distinctes. Bien que certaines études ont fait valoir que les deux devraient être considérés comme une seule et même espèce (Huvet et al. 2002 ; Lopez-Florez et al. 2004, Reece et al. 2008), toutes les analyses phylogénétiques montrent toujours des différences génétiques faibles, mais significatives entre populations identifiées comme *C. angulata* ou *C. gigas*, conduisant à la conclusion d'autres auteurs qu'elles sont des espèces différentes, mais étroitement liées génétiquement (Boudry et al. 1998, Leitao et al. 1999, Lapègue et al. 2004, Ren et al. 2010, Wang et al. 2014). Une étude récente, basée sur plusieurs milliers de marqueurs moléculaires, confirme cette forte ressemblance à l'échelle du génome entre *C. gigas* et *C. angulata* (Gagnaire et al. com. pers.). De plus, elle n'a pas permis de mettre en évidence de nouveaux marqueurs spécifiques du génome nucléaire de ces deux espèces. Cependant, un groupe d'une dizaine de marqueurs permettra de bien caractériser *C. gigas* et *C. angulata* en Europe (Lapègue et al. com. pers.). L'ensemble de ces données permet de conclure que ces deux entités génétiques n'ont pas suffisamment divergé génétiquement pour aboutir à une séparation en deux espèces ne pouvant plus se croiser ou générer des hybrides fertiles, et/ou que des contacts secondaires se sont probablement produits après la

séparation initiale, notamment du fait des transports liés à l'ostréiculture. L'Europe constituerait donc une nouvelle zone de contact pour ces deux espèces suite à leurs introductions. Des études plus précises de la répartition géographique en Asie sont nécessaires pour mieux comprendre les interactions entre *C. gigas*, *C. angulata* et d'autres espèces proches dans leurs aires naturelles de répartition et leurs histoires évolutives respectives (Ren et al. 2016).



## Références

- Arzul I., Renault T., Lipart C. (2001). Experimental herpes-like viral infections in marine bivalves: demonstration of interspecies transmission. *Diseases of aquatic organisms*, 46(1): 1-6. Open Access version: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/819/>
- Batista F., Ben Hamadou R., Fonseca V., Taris N., Ruano F., Reis-Henriques M., Boudry P. (2008). Comparative study of shell shape and muscle scar pigmentation in the closely related cupped oysters *Crassostrea angulata*, *C. gigas* and their reciprocal hybrids. *Aquatic Living Resources*, 21: 31-38. Publisher's official version: <http://doi.org/10.1051/alr:2008019> , Open Access version: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/3904/>
- Batista F. M., Grade A., López-Sanmartín M. & Ruano F. (2015). Sequence variation in ostreid herpesvirus 1 microvar isolates detected in dying and asymptomatic *Crassostrea angulata* adults in the Iberian Peninsula: Insights into viral origine and spread. *Aquaculture*, 435: 43-51.
- Batista F. M., López-Sanmartín M., Boudry P., Navas J. I., Ruano F., Renault T., Vera G., Fonseca V. G. & Leitão A. (2016). Insights on the association between somatic aneuploidy and ostreid herpesvirus 1 detection in the oysters *Crassostrea gigas*, *C. angulata* and their F1 hybrids. *Aquaculture Research* 47(5): 1530-1536.
- Bonami J.-R. (1977). Les maladies virales des crustacées et des mollusques. *Oceanis* 3: 154-175.
- Boudry P., Heurtebise S., Collet B., Cornette F., Gérard A. (1998). Differentiation between populations of the Portuguese oyster, *Crassostrea angulata* (Lamarck) and the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), revealed by mtDNA RFLP analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 226: 279-291.
- Bougrier S., Ragueneas G., Bachère E., Tige G., Grizel H. (1986). Essai de réimplantation de *Crassostrea angulata* en France. Résistance au chambrage et comportement des hybrides *C. angulata* - *C. gigas*. CIEM Conseil International pour l'Exploration de la mer. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/3102/>
- Comps M. (1970). La maladie des branchies chez les huîtres du genre *Crassostrea* caractéristiques et évolution des altérations processus de cicatrisation. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 34(1): 23-44. Open Access version : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/3145/>
- Comps M. & Duthoit J.L. (1976). Infection virale associée à la "maladie des branchies" de l'huître portugaise *Crassostrea angulata* Lmk. *Comptes Rendus Académie des Sciences de Paris*, 283, 1595-1597. Open Access version: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/5920/>
- Comps M.; Bonami J.R., Vago C., Razet D. (1976). La mise en évidence d'une infection virale chez l'huître portugaise à l'occasion de l'épizootie de 1970-1974. *Science et Pêche*, 256 : 13-15. Open Access version: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/2995/>

- Comps M., Bonami J.R., Vago C. (1976). Une virose de l'huître portugaise (*Crassostrea angulata* LMK). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série D*, 282(22) : 139-143. Open Access version: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00087/19820/>
- Comps M., Bonami J.-R. (1977). Infection virale associée à des mortalités chez l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg. *Comptes Rendus Académie Sciences Paris (Académie des Sciences)*, 285 : 1139-1140. Open Access version: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/6082/>
- Comps M. (1980). Les infections virales associées aux épizooties des huîtres du genre *Crassostrea*. International Council for the Exploration of the Sea. Special Meeting on Diseases of Commercially Important Marine Fish and Shellfish, Copenhagen No. 6.
- Fabioux C., Huvet A., Lapègue S., Heurtebise S., Boudry, P. (2002). Past and present geographical distribution of populations of Portuguese (*Crassostrea angulata*) and Pacific (*C. gigas*) oysters along the European and north African Atlantic coasts. *Haliotis*, 31 : 33-44. Open Access version: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/2785/>
- Gaffney P.M. & Allen S. K. (1993). Hybridization among *Crassostrea* species : a review. *Aquaculture* 116: 1-13.
- Gouletquer P., Wolowicz M., Latala A., Geairon P., Huvet A., Boudry P. (1999). Comparative analysis of oxygen consumption rates between cupped oyster spat of *Crassostrea gigas* of French, Japanese, Spanish and Taiwanese origins. *Aquatic Living Resources*, 12(4): 271-277. Publisher's official version: [http://doi.org/10.1016/S0990-7440\(00\)86638-3](http://doi.org/10.1016/S0990-7440(00)86638-3) , Open Access version: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/859/>
- Grizel, H. & Héral M. (1991). Introduction into France of the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*). *Journal du Conseil - Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 47 : 399-403. Open Access version: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/2760/>
- Haure J., Huvet A., Palvadeau H., Nourry M., Penisson C., Martin J. L., Boudry P. (2003). Feeding and respiratory time activities in the cupped oysters *Crassostrea gigas*, *Crassostrea angulata* and their hybrids. *Aquaculture*, 218(1-4): 539-551. [http://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00493-3](http://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00493-3)
- Héral M., Deslous-Paoli J.M., Prou J. (1986). Dynamiques des productions et des biomasses des huîtres creuses cultivées (*Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron depuis un siècle. CIEM Conseil International pour l'Exploration de la mer. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/2965/>
- His E. (1972). Premiers éléments de comparaison entre l'huître portugaise et l'huître japonaise. *Science et Pêche*, 219 : 1-9. Open Access version : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/7088/>
- Huvet A., Lapègue S., Magoulas A, Boudry P. (2000). Mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of *Crassostrea angulata*, the Portuguese oyster endangered in Europe. *Conservation Genetics*, 1(3): 251-262. Publisher's official version: <http://doi.org/10.1023/A:1011505805923> , Open Access version: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/707/>

- Huvet A., Balabaud K, Bierne N., Boudry P. (2001). Microsatellite analysis of 6-hour-old embryos reveals no preferential intraspecific fertilization between cupped oysters *Crassostrea gigas* and *Crassostrea angulata*. *Marine Biotechnology*, 3(5): 448-453. Publisher's official version : <http://doi.org/10.1007/s10126-001-0017-2> , Open Access version: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/436/>
- Huvet A., Gérard A., Ledu C., Phelipot P., Heurtebise S., Boudry P. (2002). Is fertility of hybrids enough to conclude that the two oysters *Crassostrea gigas* and *Crassostrea angulata* are the same species? *Aquatic Living Resources*, 15(1): 45-52. Publisher's official version: [http://doi.org/10.1016/S0990-7440\(01\)01148-2](http://doi.org/10.1016/S0990-7440(01)01148-2) , Open Access version: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/1395/>
- Huvet A., Fabioux C., McCombie H., Lapègue S., Boudry P. (2004). Natural hybridization between genetically differentiated populations of *Crassostrea gigas* and *C. angulata* highlighted by sequence variation in flanking regions of a microsatellite locus. *Marine Ecology Progress Series*, 272: 141-152. Open Access version: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/3355/>
- Imai T. & Sakai S. (1961). Study of breeding of Japanese oyster, *Crassostrea gigas*. *Tohoku Journal of Agricultural Research* 12: 125-171
- Lapègue S., Batista F., Heurtebise S., Yu Z., Boudry P. (2004). Evidence for the presence of the Portuguese oyster, *Crassostrea angulata*, in northern China. *Journal of Shellfish Research*, 23(3): 759-763. Open Access version: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/3173/>
- Leitao A., Thiriot Quievreux C., Boudry P., Malheiro I. (1999). A 'G' chromosome banding study of three cupped oyster species: *Crassostrea gigas*, *Crassostrea angulata* and *Crassostrea virginica* (Mollusca : Bivalvia). *Genetics Selection Evolution*, 31(5-6): 519-527. <http://doi.org/10.1051/gse:19990507>
- Leitao A., Chaves R., Santos S., Guedes Pinto H., Boudry P. (2004). Restriction enzyme digestion chromosome banding in *Crassostrea* and *Ostrea* species: comparative karyological analysis within Ostreidae. *Mammalian Genome*, 47(5): 781-788. <http://doi.org/10.1139/G04-035>
- Leitao A, Chaves R, Santos S, Guedes Pinto H, Boudry P. (2007). Interspecific hybridization in oysters: Restriction enzyme digestion chromosome banding confirms *Crassostrea angulata* x *Crassostrea gigas* F1 hybrids. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 343(2): 253-260. Publisher's official version: <http://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.12.007> , Open Access version: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/4959/>
- Lopez Flores I., De La Herran R, Garrido Ramos M, Boudry P., Ruiz Rejon C, Ruiz Rejon M (2004). The molecular phylogeny of oysters based on a satellite DNA related to transposons. *Gene*, 339: 181-188. Publisher's official version: <http://doi.org/10.1016/j.gene.2004.06.049>, Open Access version: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/761/>



- Menzel R.W. (1974). Portuguese and Japanese oysters are the same species. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 31(4): 453-456.
- O'Foighil D, Gaffney P. M., Wilbur A. E., Hilbish T.J. (1998). Mitochondrial cytochrome oxidase I gene sequences support an Asian origin for the Portuguese oyster *Crassostrea angulata*. *Marine Biology* 131(3): 497-503.
- Ranson G. (1948). Prodissoconques et classification des ostréidés vivants. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique* 24: 1-12.
- Ranson G. (1960). Les prodissoconques (coquilles larvaires) des Ostréidés vivants. *Bulletin de l'Institut Océanographique* 1183: 1-41.
- Reece K.S., Cordes J.F., Stubbs J. B., Hubson K. L. & Francis E. A. (2008). Molecular phylogenies help resolve taxonomic confusion with Asian *Crassostrea* oyster species. *Marine Biology* 153: 709-721.
- Ren J., Liu, X., Jiang F., Guo X., Liu B. (2010). Unusual conservation of mitochondrial gene order in *Crassostrea* oysters: evidence for recent speciation in Asia. *BMC Evolutionary Biology*, 10:394.
- Ren J; Hou Z., Wang H., Sun M. A., Liu X., Liu B., Guo X. (2016). Intraspecific variation in mitogenomes of five *Crassostrea* species provides insight into oyster diversification and speciation. *Marine Biotechnology* 18(2): 242-254.
- Sekino M. & Yamashita H. (2013). Mitochondrial DNA barcoding for Okinawan oysters: a cryptic population of the Portuguese oyster *Crassostrea angulata* in Japanese waters. *Fisheries Science* 79(1): 61-76.
- Soletchnik P., Huvet A., Le Moine O., Razet D., Geairon P., Faury N., Gouletquer P., Boudry P. (2002). A comparative field study of growth, survival and reproduction of *Crassostrea gigas*, *C. angulata* and their hybrids. *Aquatic Living Resources*, 15(4), 243-250. Publisher's official version: [http://doi.org/10.1016/S0990-7440\(02\)01175-0](http://doi.org/10.1016/S0990-7440(02)01175-0) , Open Access version: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/560/>
- Wang H., Qian L., Liu X., Zhang G., Guo X. (2010). Classification of a Common cupped oyster from Southern China. *Journal of Shellfish Research* 29(4): 857-866.
- Wang J.F., Xu F., Li L., Zhang G.F. (2014). A new identification method for five species of oysters in genus *Crassostrea* from China based on high-resolution melting analysis. *Chinese Journal of Oceanology & Limnology* 32(2): 419-425.
- Zhong X., Li Q., Yu H., Kong L. (2014). SNP Mining in *Crassostrea gigas* EST Data: transferability to four other *Crassostrea* species, phylogenetic inferences and outlier SNPs under selection: e108256. *PlosOne* 9(9): e108256. doi:10.1371/journal.pone.0108256.