

**Ecologisch vergelijk tussen  
de driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) en  
de quaggamossel (*Dreissena rostriformis bugensis*):  
een literatuurstudie**



Rapport nr.: 2008/02

Datum: februari 2008

**Waterfauna**

Hydrobiologisch  
Adviesbureau



**Ecologisch vergelijk tussen de driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*)  
en de quaggamossel (*Dreissena rostriformis bugensis*):  
een literatuurstudie**

Auteur: A. bij de Vaate

Datum: februari 2008

## Statuspagina

Titel: Ecologisch vergelijk tussen de driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) en de quaggamossel (*Dreissena rostriformis bugensis*): een literatuurstudie

Auteur: Dr. A. bij de Vaate

Samenstelling: Waterfauna Hydrobiologisch Adviesbureau  
Oostrandpark 30, 8212 AP Lelystad  
Tel.nr.: 0320 241 345  
Email: [vaate@waterfauna.nl](mailto:vaate@waterfauna.nl)

Aantal pagina's: 26

Versie: definitief

Datum: februari 2008

### Bibliografische referentie:

Bij de Vaate, A., 2008. Ecologisch vergelijk tussen de driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) en de quaggamossel (*Dreissena rostriformis bugensis*): een literatuurstudie. Waterfauna Hydrobiologisch Adviesbureau, Lelystad, rapportnummer 2008/02

© 2008 Waterfauna Hydrobiologisch Adviesbureau

Niets uit dit rapport mag worden vermenigvuldigd door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de copyrighthouder(s).

Waterfauna Hydrobiologisch Adviesbureau is niet aansprakelijk voor gevolgschade, alsmede voor schade welke voortvloeit uit toepassingen van de resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van Waterfauna Hydrobiologisch Adviesbureau. De opdrachtgever vrijwaart Waterfauna Hydrobiologisch Adviesbureau van aanspraken van derden in verband met deze toepassing.

## Inhoudsopgaves

1	Samenvatting	5
2	Inleiding	7
3	Systematiek	11
4	Onderscheid tussen quagga- en driehoeksmosselen	13
5	Habitat	17
6	Groei en reproductie	19
7	Filtratiesnelheid	21
8	Fysiologie	23
9	Watertemperatuur	25
10	Saliniteit	27
11	Calcium	29
	Literatuur	31



## 1 Samenvatting

Was de driehoeksmossel in 1823 al een vaste bewoner van de Nederlandse binnenwateren, de quaggamossel is pas rond 2004 begonnen met de kolonisatie van deze wateren. Onduidelijk is waarom er ongeveer 200 jaar zit tussen het arriveren van beide soorten in Nederland terwijl ze beiden afkomstig zijn uit hetzelfde gebied en dezelfde verspreidingsvectoren nodig hadden. Hoe de quaggamossel in het Hollandsch Diep terecht is gekomen is niet duidelijk. Er zijn twee voor de hand liggende mogelijkheden: vanuit het Ponto-Kaspische gebied, het oorspronkelijke verspreidingsgebied, via de Donau, het Main-Donaukanaal de Rijn en de Waal, of via ballastwater uit zeegaande schepen die in het Hollandsch Diep arriveerden vanuit het Ponto-Kaspische gebied of vanuit Noord-Amerika. Kolonisatie van Noord-Amerika had in de 1980-er jaren plaats gevonden, tegelijk met de driehoeksmossel.

Voor een ecologisch vergelijk tussen beide soorten is hoofdzakelijk Noord-Amerikaanse literatuur gebruikt. De belangstelling voor beide soorten was daar groot in verband met de economische en ecologische schade die ze er veroorzaakten (o.a. verstopping van leidingen, teruglopen van bestanden van commercieel belangrijke vissoorten, bedreiging van inheemse Unionidae).

Het onderscheid tussen de driehoeks- en quaggamossel is gebaseerd op verschillen in specifieke schelpkenmerken, waarvan de onderrand van wel de belangrijkste is. Beide soorten hebben dezelfde habitatvoorkeur, ze leven met hun byssusdraden vastgehecht op vaste voorwerpen.

Uit verschillende publicaties blijkt dat quaggamosselen sneller groeien dan driehoeksmosselen; uit het energiebudget van beide soorten blijkt namelijk dat quaggamosselen meer energie kunnen steken in groei dan driehoeksmosselen. Ook worden in mengpopulaties grotere exemplaren van quagga- dan van driehoeksmosselen aangetroffen. Het vleesgewicht van quaggamosselen is hoger dan van driehoeksmosselen bij gelijke schelpenlengte; dit kan een van positieve invloed zijn op de carrying capacity van een gebied voor duikeenden (o.a. kuifeend, tafeleend en brilduiker).

De respiratiesnelheid van quaggamosselen is significant lager dan van driehoeksmosselen. De consequentie hiervan is dat quaggamosselen naar verhouding minder energie nodig hebben voor hun voeding waardoor meer energie beschikbaar is voor groei en reproductie. Een bijkomend voordeel is dat de quaggamossel naar verhouding minder te leiden zal hebben van suboptimale voedingscondities. Gebieden waarin relatief veel gesuspendeerd anorganisch materiaal in het water voorkomt, o.a. Hollandsch Diep en Haringvliet, wat leidt tot suboptimale voedingscondities voor beide soorten, lijken daarom meer geschikt voor de vestiging van quagga- dan van driehoeksmosselen.

De productie van larven begint bij quaggamosselen ongeveer twee weken eerder dan bij driehoeksmosselen; quaggamosselen produceren larven bij een watertemperatuur > 9°C, voor driehoeksmosselen dient de watertemperatuur tenminste 12°C te zijn. De driehoeksmossel stopt meer energie in de reproductie dan de quaggamossel.

Over invloeden van de watertemperatuur en de saliniteit op het voorkomen van beide soorten is uit de bestudeerde literatuur geen eenduidig beeld verkregen. Het lijkt erop dat de acclimatisatie van de mosselen vooraf gaande aan experimenten hierop van invloed is.

De quaggamossel heeft een hogere calciumbehoefte dan de driehoeksmossel; voor driehoeksmosselen is de ondergrens 8 mg.l<sup>-1</sup>, voor quaggamosselen 12 mg.l<sup>-1</sup>. Deze hogere calciumbehoefte kan verklaard worden uit de hogere groeisnelheid van laatstgenoemde soort.



## 2 Inleiding

Op 19 april 2006 werd de quaggamossel, *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov 1897), voor het eerst in West-Europa aangetroffen en wel in het Hollandsch Diep (Bij de Vaate, 2006; Molloy *et al.*, 2007). De dieren werden aangetroffen tijdens het verzamelen van een flinke hoeveelheid driehoeksmosselen, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), ten behoeve van nader onderzoek aan één van de parasieten van driehoeksmosselen, de ciliaat *Ophryoglena hemophaga*. Het Hollandsch Diep is de typelocatie voor deze parasiet (Molloy *et al.*, 2005).



*Foto 1. De quagga- (boven) en driehoeksmossel (onder).*

Omdat voor het parasitair onderzoek tamelijk veel volwassen driehoeksmosselen nodig waren werden ze verzameld met een kleine mosselkor, ongeveer ter hoogte van Willemstad. Bij het selecteren van de mosselen voor het onderzoek werd een aantal quaggamosselen opgemerkt, waarmee de eerste vondst van deze soort in West-Europa een feit was. Met deze vondst bleek de quaggamossel een enorme sprong westwaarts te hebben gemaakt. De meest westelijke locatie in Europa was tot dan toe de Donau in Roemenië in de buurt van Drobeta Turnu-Severin (44° 37' 13.68" n.b.; 22° 40' 49.40" o.l.) (Popa & Popa, 2006).

Gezien de schelpenlengte van de quaggamosselen die in april 2006 in het Hollandsch Diep werden aangetroffen (tot 20,4 mm) moet de soort het gebied al in 2004 hebben gekoloniseerd hebben. Deze veronderstelling is gebaseerd op de aanname dat de groeisnelheid in het gebied ongeveer vergelijkbaar is met die van de driehoeksmossel (Smit *et al.*, 1992).

Het accent van het verspreidingsgebied van zoetwatermosselen van het geslacht *Dreissena* lag in eerdere geologische tijdperken in gebieden rondom de Zwarte - en de Kaspische zee, Klein-Azië en Voor-Azië (Kinzelbach, 1992). Voor de quaggamossel beperkte het gebied zich tot de benedenloop van de zuidelijke Bug in de Oekraïne (Son, 2007). De driehoeksmossel begon tegen het einde van de 18<sup>de</sup> eeuw zijn opmars richting West-Europa (Bij de Vaate *et al.*, 2002). In de eerste helft van de 19<sup>de</sup> eeuw werd de soort voor het eerst in Nederland waargenomen (Van Benthem-Jutting, 1954). De quaggamossel begon zich pas in de tweede helft van de vorige eeuw sterk uit te breiden; in eerste instantie in de toenmalige USSR. O.a. de stroomgebieden van de Dnjestr, Don en Wolga werden gekoloniseerd (Orlova & Shcherbina, 2002; Orlova *et al.*, 2004; Son, 2007). De aanleg van kanalen die verbindingen vormen tussen stroomgebieden en de scheepvaart worden beschouwd als de belangrijkste oorzaak van deze sterke gebieds-uitbreiding. Dit geldt overigens ook voor de driehoeksmossel (Bij de Vaate *et al.*, 2002).





**Figuur 1.** Vindplaatsen (rode stippen) van de quaggamossel in Nederland, situatie op 05 februari 2008

Het is zeer waarschijnlijk dat de gebiedsuitbreiding richting West-Europa via het Main-Donaukanaal heeft plaatsgevonden. Een route die al door meerdere Ponto-Kaspische ongewervelde dieren met succes is gevolgd, met name door kreeftachtigen (Bij de Vaate *et al.*, 2002). Dat de quaggamossel nog niet elders op deze route tussen Drobeta Turnu-Severin en het Hollandsch Diep werd aangetroffen komt omdat de dichtheid ten opzichte van die van de driehoeksmossel daar misschien ook net zo laag of lager was dan in het Hollandsch Diep. Hierdoor en wellicht ook vanwege het relatief lastige onderscheid van de quaggamossel tussen de "polymorfe" driehoeksmosselen kon de quaggamossel gemakkelijk over het hoofd gezien zijn. Latere waarnemingen van Van der Velde en Platvoet in de Main (Van der Velde & Platvoet, 2007) ondersteunen de aanname dat de invasie via het Main-Donaukanaal moet hebben plaatsgevonden.

Inmiddels heeft de quaggamossel een groot aantal wateren in Nederland gekoloniseerd, vooral die wateren welke in open verbinding staan met de Rijn (figuur 1).

Toch kan niet uitgesloten worden dat de introductie van de quaggamossel in Nederland ook via een andere weg zou kunnen hebben plaatsgevonden. Zo is in de jaren 80 van de vorige eeuw de quaggamossel in de Great Lakes in Noord-Amerika geïntroduceerd; hoogstwaarschijnlijk gelijk met de driehoeksmossel. De introductie van de driehoeksmossel vond plaats door ballastwaterlozingen van schepen die het ballastwater hadden ingenomen het Ponto-Kaspische gebied (Herbert *et al.*, 1989). Ook in het Hollandsch Diep arriveren schepen uit alle delen van de wereld onder ballast (persoonlijke mededeling laadmeester Shell Chemie, Moerdijk). Introductie van de quaggamossel door lozing van ballastwater in het Hollandsch Diep zou dan een verklaring kunnen zijn voor het feit dat vóór april 2006 de soort niet is waargenomen in het traject tussen Drobeta Turnu-Severin en het Hollandsch Diep en dat Van der Velde en Platvoet de soort in mei 2007 niet aantreffen in het Main-Donaukanaal en de bovenloop van de Donau waar ze eveneens bemonsteringen hadden uitgevoerd (Van der Velde & Platvoet, 2007). De vondst van de soort in Main zou het resultaat kunnen zijn van stroomopwaartse migratie met behulp van binnenvaartschepen. De mosselen kunnen zich namelijk met hun byssusdraden aan scheepswanden hechten en op die manier stroomopwaarts getransporteerd worden. Andere tweekleppigen, zoals de Aziatische – (*Corbicula fluminea*) en de toegeknepen korfmossel (*C. fluminalis*) moeten zo het stroomgebied van de Rijn gekoloniseerd hebben (Bij de Vaate, 1991<sup>A</sup>).

Mondiaal gezien zijn er thans twee Dreissenasoorten belangrijk omdat ze door menselijk handelen hun verspreidingsgebied sterk konden uitbreiden: de driehoeks- en de quaggamossel. Vanuit ecologisch oogpunt gezien spelen beide soorten een belangrijke rol in aquatische voedselketens (o.a. Van Eerden, 1998; Presj *et al.*, 1990); voor de economie zijn het "plaagsoorten" omdat ze door hun levenswijze in staat zijn leidingen te verstoppelen bij bedrijven die oppervlaktewater gebruiken in hun productieproces (o.a. Kovalak *et al.*, 1993; LePage, 1993). Door hun voedingswijze, het zijn zogenaamde filter-feeders, kunnen ze actief worden ingezet bij de bestrijding van overmatige fytoplanktongroei in eutrofe binnenwateren (o.a. Reeders, *et al.*, 1993; Smit *et al.*, 1993).

In Nederland wordt het belang van driehoeksmosselen erkend bij het ecologisch herstel van oppervlaktewateren (o.a. Reeders & Bij de Vaate, 1990; Weber *et al.*, in druk). Een goede stand aan driehoeksmosselen zorgt voor een beter doorzicht in het water waardoor vegetaties van ondergedoken waterplanten betere ontwikkelingskansen krijgen. Dit heeft op zich weer een positief effect op diersoorten die op en tussen deze vegetaties hun habitat vinden (Scheffer, 1998). Ook vormen driehoeksmosselen een belangrijke voedselbron voor overwinterende duikeenden. In principe zou de quaggamossel, gezien zijn vergelijkbare levenswijze en bouw, een zelfde rol kunnen spelen in het dieet van duikeenden.

Ecologisch herstel van oppervlaktewateren is het doel van de Europese Kaderrichtlijn Water. Aangezien de lidstaten worden afgerekend op de inspanningen die daarvoor getroost moeten worden is het belangrijk dat de middelen zo efficiënt mogelijk worden ingezet om te komen tot een goed ecologisch potentieel voor de sterk veranderde wateren, tot welke categorie de meeste binnenwateren in Nederland (ook het Hollandsch Diep) behoren. De driehoeksmossel en zeer waarschijnlijk ook de quaggamossel kunnen hierbij een rol spelen. Dit houdt in dat het beheer van de binnenwateren mede gericht moet zijn op het in stand houden en/of de uitbreiding van bestaande populaties.



### 3 Systematiek

Binnen de familie Dreissenidae (J.E. Gray, 1840) worden tegenwoordig drie geslachten onderscheiden (Van der Velde *et al.* in press):

- a. *Mytilopsis* (Conrad, 1858),
- b. *Congeria* (Partsch, 1835),
- c. *Dreissena* (Van Beneden, 1835).

Op basis van schelpkenmerken onderscheidde Rosenberg & Ludyanskiy (1994) binnen het geslacht *Dreissena* de volgende soorten:

- a. *D. rostriformis* (Deshayes, 1838),
- b. *D. bugensis* (Andrusov, 1897),
- c. *D. polymorpha* (Palas, 1771),
- d. *D. elata* (Andrusov, 1897),
- e. *D. caspia* Eichwald, 1855,
- f. *D. caputlacus* (Schüt, 1993)
- g. *D. stankovici* (L'vova & Starobogatov, 1982).

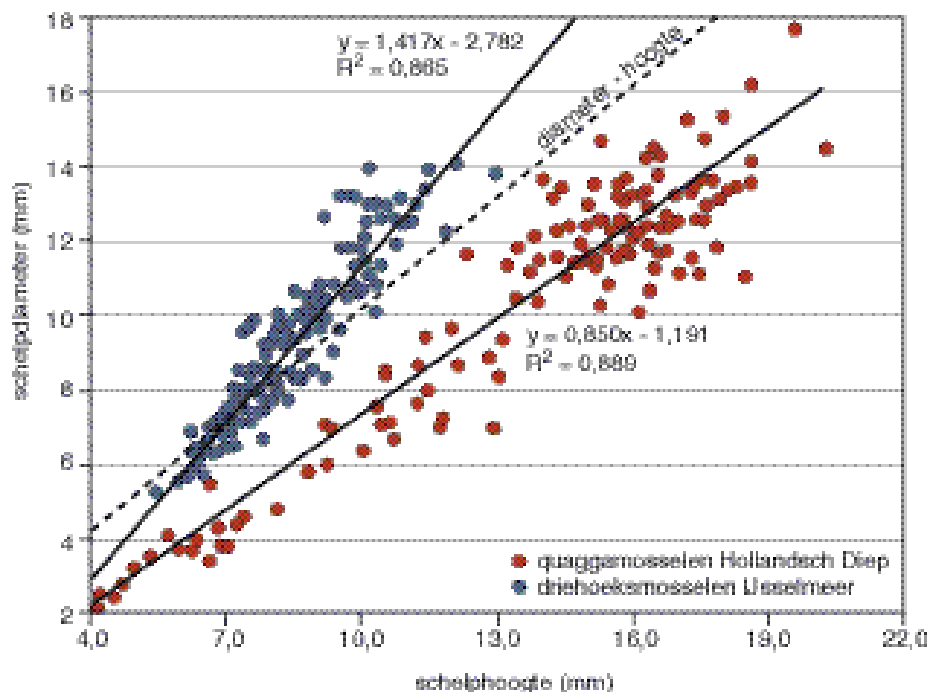
Stepien *et al.* (2003) geven aan dat de scheiding tussen *D. bugensis* en *D. rostriformis* ongeveer 347.000 jaar geleden moet zijn begonnen. Ze geven echter aan dat beide taxa nog beschouwd worden als één soort, maar suggereren om voorlopig toch maar beide namen te blijven hanteren! Therriault *et al.* (2004) zijn het er eveneens over eens dat *D. bugensis* dezelfde soort is als *D. rostriformis*, maar doen de aanbeveling om voortaan de naam *D. rostriformis bugensis* te gaan gebruiken. Deze aanbeveling is door velen overgenomen en is om die reden ook in dit rapport gebruikt.

Dermott & Munawar (1993) onderscheidde een nieuwe *Dreissena* soort die ze *Dreissena* "profunda" noemden. Ze vonden die alleen op grotere diepte (>40 m) in zowel Lake Erie als in Lake Ontario. Het onderscheid met *D. rostriformis bugensis* was de duidelijke anteroventrale (voorzijde, onderkant) verdikking van de beide schelp helften in combinatie met de afwezigheid van tekening op de buitenkant. Deze soort is dus voornamelijk wit van kleur. Hoewel Spidle *et al.* (1994) concludeerden dat *D. "profunda"* een fenotype is van *D. rostriformis bugensis*, vonden Baldwin *et al.* (1996) een genetisch verschil tussen beide taxa, met name in het mitochondriaal cytochroom oxidase 1 gen. Claxton *et al.* (1998) vonden echter geen genetisch verschil in dit gen.



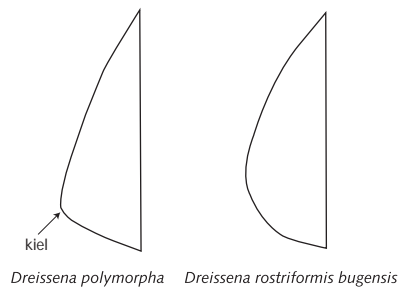
#### 4 Onderscheid tussen quagga- en driehoeksmosselen

Met de eerste vondst van de quaggamossel werd plotseling de vraag actueel hoe deze soort te onderscheiden van de driehoeksmossel. Een determinatiesleutel voor het onderscheid van de Dreissenasoorten is er niet en op het eerste gezicht lijken beide soorten nogal op elkaar. De driehoeksmossel, die al vanaf 1823 in ons land wordt waargenomen (Van Benthem Jutting, 1954), is een alom bekende verschijning. En wie niet goed oplet bij het aantreffen van deze soort zal de quaggamossel gemakkelijk over het hoofd kunnen zien als die tussen de driehoeksmosselen aanwezig is. Verwacht mag worden dat dit relatief vaak het geval zal zijn wanneer slechts een enkele quaggamossel tussen de driehoeksmosselen voorkomt. Identificatie op basis van de kleurpatronen op de quaggaschelp is geen betrouwbaar kenmerk. In grote lijnen komt de tekening op de schelp van beide soorten overeen, hoewel grote verschillen kunnen bestaan tussen exemplaren van dezelfde soort en tussen beide soorten (Rosenberg & Ludyanskiy, 1994). De vorm van de schelp biedt meer houvast om tot onderscheid te komen. Zo is bij vergelijkbare schelp lengte de schelphoogte bij de quaggamossel meestal groter is dan bij de driehoeksmossel. Dit verschil wordt veroorzaakt door de min of meer afgeplatte uitgroei van de quaggamosselschelp aan de dorsale zijde (Pathy & Mackie, 1992). Ook bij gelijke schelpdiameter is de schelphoogte van quaggamossel meestal groter dan die van de driehoeksmossel. In het algemeen ligt het quotiënt van schelpdiameter en schelphoogte (diameter:hoogte) bij driehoeksmosselen rond de 1, terwijl dit quotiënt bij de quaggamossel duidelijk kleiner dan 1 is. In figuur 2 wordt dit geïllustreerd aan de hand van driehoeksmosselen die op 19 oktober 2006 werden verzameld in het zuidelijk deel van het IJsselmeer en quaggamosselen verzameld op 20 en 21 augustus 2007 in het Hollandsch Diep.



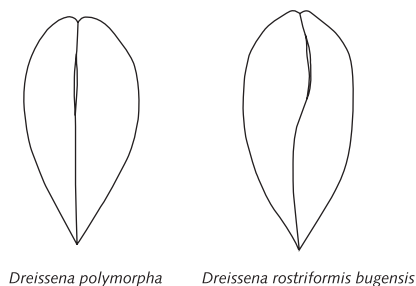
*Figuur 2. De diameter/hoogteverhouding van driehoeksmosselen uit het IJsselmeer (n=125) en quaggamosselen (n=130) uit het Hollandsch Diep*

Omdat beide soorten naar verhouding erg "polymorf" zijn kan er soms sprake zijn van een zekere overlap, waardoor het diameter/hoogtequotiënt geen eenduidig determinatiekenmerk kan zijn. Daarbij komt, dit quotiënt varieert waarschijnlijk met de locatie waar ze voorkomen. Voor de driehoeksmossel is dit nagegaan door de populatie uit het zuidelijke IJsselmeer te vergelijken met die uit Lough Key (verzameld in 2002 en 2005), een betrekkelijk klein meer in Ierland. Het bleek dat de Ierse driehoeksmosselen wat slanker waren dan die uit het IJsselmeer, waardoor de diameter/hoogteverhouding lager was (Bij de Vaate & Jansen, 2007). Het verschil tussen beide populaties moet waarschijnlijk worden toegeschreven aan verschillen in groeicondities. Hoewel het verschil in diameter/hoogtequotiënt tussen beide Dreissenasoorten dus geen "hard" kenmerk is, kan het in combinatie met andere verschillen wel een hulpmiddel zijn bij de uiteindelijke determinatie. Een tweede verschil in schelpvorm zit hem in de overgang tussen de ventrale en dorsale zijde van de beide schelpelften, de zogenaamde kiel of carina (figuur 3). Bij de driehoeksmossel is de overgang duidelijk hoekig, bij de quaggamossel veel meer afgerond waardoor nog nauwelijks van een gesproken kan worden (May & Marsden, 1992; Domm *et al.*, 1993). In laterale doorsnede (de mossel gezien vanaf de voorzijde) is de driehoeksmossel dus min of meer driehoekig van vorm, terwijl de quaggamossel meer afgerond van vorm is. Daarbij valt ook op dat de quaggamossel, in tegenstelling tot de driehoeksmossel, bilateraal asymmetrisch is (Domm *et al.*, 1993). Dit is ook te zien wanneer er van onder- of bovenaf naar de schelp gekeken wordt.



**Figuur 3.** De overgang tussen de ventrale en dorsale zijde van een schelpelften bij de driehoeksmossel en de quaggamossel

Een derde kenmerk is de onderrand van de beide schelpelften. Bij de driehoeksmossel is die vrij recht, bij de quaggamossel is er een duidelijk bocht waarneembaar (figuur 4) (Domm *et al.*, 1993). Voor zover dit kon worden nagegaan is het een vrij "hard" kenmerk. Door als eerste op dit kenmerk te letten kunnen de meeste exemplaren van beide mosselsoorten wel van elkaar worden onderscheiden, ook de juveniele exemplaren. Mochten daarna nog twijfels bestaan dan moet gekeken worden naar de laterale doorsnede. Geeft dat ook niet de doorslag dan wellicht de diameter/hoogtequotiënt van de mossel (tabel 1).



**Figuur 4.** De dorsale zijde van de driehoeks- en de quaggamossel

Kenmerk	Driehoeksmossel	Quaggamossel
onderrand schelpheft (figuur 3)	vrijwel recht	met duidelijke bocht
overgang ventrale/dorsale zijde (figuur 2)	hoekig (gekiëld)	afgerond
quotiënt diameter/hogte (figuur 1)	$\pm 1$	duidelijk $< 1$
laterale doorsnede	driehoekig	driehoekig met afgeronde basis hoeken
bilateraal	symmetrisch	asymmetrisch

*Tabel 1.* Kenmerken om de quagga- van de driehoeksmossel te kunnen onderscheiden





## 5 Habitat

Na het larvale stadium moeten de soorten van het geslacht *Dreissena* zich met hun byssusdraden aan harde voorwerpen kunnen vasthechten om hun levenscyclus te volbrengen. Het belang van primair aanwezig hard substraat neemt echter af naarmate dichtheden toenemen en de soorten op aangrenzende zand, klei- en eventueel slibbodems kluiten gaan vormen (secundair hard substraat) die vervolgens kunnen uitgroeien tot mosselbanken (Hunter & Bailey, 1992; Berkman *et al.*, 2000; Haltuch *et al.*, 2000). Mosselbanken werden bijvoorbeeld ook waargenomen in het IJsselmeergebied (Bij de Vaate, 1991<sup>B</sup>). Ook kunnen mosselbanken op relatief zachte bodems ontstaan met als kern een andere zoetwatermossel, bijvoorbeeld *Unionida*soorten (Lewandowski, 1976; Ricciardi *et al.*, 1998, Orlova & Panov, 2004; Schloesser *et al.*, 1998, 2006) of korfmosselen zoals dat o.a. het geval is in het Hollandsch Diep (Bij de Vaate, 2008). Het vasthechten op andere mosselsoorten lijkt een belangrijk mechanisme voor de verspreiding van *Dreissena*'s in de ondiepe Nederlandse wateren waar bodemopwoeling plaatsvindt als gevolg van golfwerking. Door deze opwoeling kan inert hard substraat (substraat anders dan levende schelpdieren) tijdelijk met een laag slib worden bedekt en daardoor ontoegankelijk wordt als vestigingsplaats voor driehoeks- en quaggamosselen.

Uit onderzoek van Jones & Ricciardi (2005) naar factoren ( $\text{Ca}^{2+}$ -concentratie, korrelgrootte en diepte) die van invloed zijn op de verspreiding van driehoeks- en quaggamosselen in de St. Lawrence River bleek dat dat de korrelgrootte van het substraat 20 en 11% verklaarde van het verschil in biomassa van respectievelijk de driehoeks- en quaggamossel op de onderzochte locaties. Echter het verschil tussen de korrelgrootte/biomassa relatie van beide soorten was niet significant.

Wanneer de quaggamossel in een gebied geïntroduceerd is kan de aanwezige driehoeksmossel-populatie binnen een gering aantal jaren vrijwel volledig vervangen zijn door een quaggamossel-populatie.

Orlova *et al.* (2004) namen waar dat in de Wolgadelta, waar in 1993 nog geen quaggamosselen werden aangetroffen, het bestand aan *Dreissena*'s in 1994 voor 4% bestond uit *D. rostriformis bugensis* en in 2000 reeds uit 96%. In sommige gebieden in Lake Ontario was in drie jaar tijd de quaggamossel dominant ten opzichte van de driehoeksmossel (Mills *et al.*, 1999).



## 6 Groei en reproductie

De groei van driehoeksmosselen begint wanneer de watertemperatuur boven de 6°C komt (Bij de Vaate, 1991<sup>B</sup>). Quaggamosselen groeien sneller dan driehoeksmosselen (Stoeckmann, 2003). In de Wolgadelta, waar quaggamosselen in 1994 voor het eerst werden aangetroffen, nam de maximale schelp lengte van de verzamelde mosselen toe van 1,5 mm in 1994 tot 12 mm in 1995 en 30 mm in 1996 (Orlova *et al.*, 2004). Een snellere groei van quaggamosselen wordt ook bevestigd door de resultaten van experimenteel onderzoek, uitgevoerd door Thorp *et al.* (1998), die aangeven dat de quaggamossel beter groeit bij temperaturen <15°C dan de driehoeksmossel.

In de Noord-Amerikaanse Great Lakes worden quaggamosselen groter (grotere schelp lengte) dan driehoeksmosselen (Mills *et al.*, 1999). Dit lijkt ook voor het Hollandsch Diep op te gaan waar tijdens een bemonstering in augustus 2007 quaggamosselen (n=389) werden aangetroffen met een maximale schelp lengte van 32 mm terwijl de grootste driehoeksmossel (n=1210) niet langer was dan 26 mm (Bij de Vaate, 2008). Overigens zegt dit niets over de maximale schelp lengte die beide soorten kunnen bereiken. Van de grootste driehoeksmossel ooit door Bij de Vaate (ongepubliceerde gegevens) gevonden bedraagt de schelp lengte 43 mm.

Het vleesgewicht van quaggamosselen is significant hoger dan van driehoeksmosselen bij gelijke schelp lengte (Mills *et al.*, 1999; Baldwin *et al.*, 2002). Baldwin *et al.*, 2002 vonden in juni 1998 bij mosselen uit de St. Lawrence een (droog) vleesgewicht van 3,5 en 2,8% voor respectievelijk *D. rostriformis bugensis* en *D. polymorpha*; bij mosselen uit Lake Erie bedroegen deze percentages respectievelijk 9,7 en 2,1 (mosselen uit beide gebieden hadden een schelp lengte van 5-9 mm). Een hoger vleesgewicht uit zich overigens niet in een hogere gametenproductie (Stoeckmann, 2003). Het tegendeel is het geval. Stoeckmann (2003) nam waar dat driehoeksmosselen een hogere massa aan gameten en meer eieren produceerden dan quaggamosselen. Bij het vrijkomen van sperma vond zij geen verschil tussen beide soorten. Een en ander wijst er echter op dat driehoeksmosselen meer energie stoppen in hun reproductie dan quaggamosselen. De productie van larven begint bij de quaggamossel ongeveer twee weken eerder dan bij driehoeksmosselen (Claxton & Mackie, 1998). Claxton & Mackie (1998) namen waar dat, in het hypolimnion van Lake Erie, quaggamosselen larven produceerden bij een temperatuur van 9-10°C. Bij driehoeksmosselen namen ze bij die temperatuur geen productie van larven waar. Voor deze soort dient de watertemperatuur tenminste 12°C te zijn (Sprung, 1987; Borchering, 1991; Walz, 1978). Roe & MacIsaac (1997) vonden in Lake Erie bij een watertemperatuur van 4,8°C, op 55 m diepte, zowel driehoeks- als quaggamosselen in verschillende stadia van seksuele rijpheid. Een deel van de mosselen had de geslachtscellen reeds uitgestoten. Langdurige acclimatisatie aan de fysische omstandigheden op een dergelijke grote diepte (o.a. permanente lage watertemperatuur) kan een verklaring zijn voor deze anomalie.



## 7 Filtratiesnelheid

Uit onderzoek van Ackerman (1999) blijkt dat de filtratiecapaciteit van beide Dreissenasoorten niet significant van elkaar verschilt bij stroomsnelheden  $<20 \text{ cm.s}^{-1}$ . Onder de  $10 \text{ cm.s}^{-1}$  vond hij waarden tussen de 60 en 70 ml per uur voor mosselen van 11 cm schelplengte. Boven de  $20 \text{ cm.s}^{-1}$  werd een afname van de filtratiecapaciteit voor beide soorten waargenomen. Uit diverse publicaties blijkt dat de waargenomen range van filtratiesnelheden van de driehoeksmossel relatief groot is. Deels zal dit ongetwijfeld zijn veroorzaakt door de proefopzet (o.a. te korte gewenning aan de proefomstandigheden, zie o.a. Reeders *et al.*, 1989) en deels zal dit fenotypisch bepaald zijn.



## 8 Fysiologie

Uit het onderzoek van Stoeckmann (2003) blijkt dat de respiratiesnelheid van quaggamosselen significant lager is dan van driehoeksmosselen. Respiratie door tweekleppigen is gekoppeld aan voeding (Bayne & Newell, 1983) en neemt o.a. toe met de voedselopnameactiviteit, de hoeveelheid beschikbaar voedsel, de behandeling en verwerking van het voedsel (Bayne *et al.*, 1989). Ook voor de driehoeksmossel is vastgesteld dat de respiratiesnelheid toeneemt met voedselbeschikbaarheid en gecorreleerd is met voedseldichtheden (Madon *et al.*, 1998; Stoeckmann & Carton, 2001).

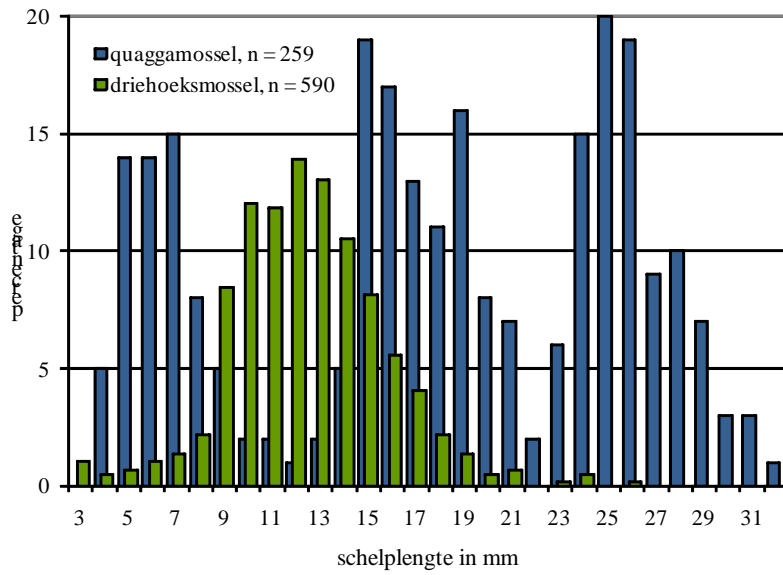
De consequentie van een lagere respiratiesnelheid is dat quaggamosselen naar verhouding minder energie nodig hebben voor hun voedselvoorziening en de verwerking daarvan dan driehoeksmosselen. Het gevolg is dat er dan meer energie beschikbaar is voor groei en reproductie. Een tweede gevolg is dat de quaggamossel naar verhouding minder van suboptimale voedingscondities te lijden zal hebben.

Gesuspendeerd anorganisch sediment is een belangrijke factor voor de kwaliteit en kwantiteit van het voedsel. Een toenemende concentratie van anorganische zwevende stof in het water verlaagt niet alleen de kwaliteit van het voedsel, maar reduceert ook de groei van fytoplankton (de belangrijkste voedselbron voor *Dreissena*'s) waardoor bovendien de kwantiteit afneemt. Een afnemende voedselkwaliteit leidt tot een naar verhouding hogere respiratiesnelheid (Stoeckmann, 2003) en resulteert in een lagere groeisnelheid (Madon *et al.*, 1998; Stoeckmann & Garton, 2001). Gebieden waarin relatief veel gesuspendeerd anorganisch materiaal in het water voorkomt, o.a. Hollandsch Diep, Haringvliet en Markermeer, zijn daarom meer geschikt voor de vestiging van quagga- dan van driehoeksmosselen.

Het slibgehalte in reservoirs in de Oekraïne leek bijvoorbeeld de belangrijkste factor voor de verdringing van de driehoeksmossel door de quaggamossel in deze wateren (Karatayev *et al.*, 1998). Een aanwijzing dat de quaggamossel minder problemen heeft met slibrijke omstandigheden komt uit de resultaten van een verkenning die in augustus 2007 in het Hollandsch Diep heeft plaatsgevonden. Bij de quaggamossel konden drie jaarklassen worden onderscheiden, hetgeen er overigens op wijst dat de kolonisatie van het gebied in ieder geval al in 2004 moet zijn begonnen, bij de driehoeksmossel was slechts één lengteklasse waarneembaar (figuur 5; Bij de Vaate, 2008). Het is overigens niet reëel om die lengteklasse als één jaarklasse te beschouwen. Opvallend is dat zowel de juveniele (schelpenlengte tot ca. 8 mm) als de oudere driehoeksmosselen (schelpenlengte >20 mm) minimaal in de populatie aanwezig waren. Dit wijst er duidelijk op dat de driehoeksmosselen slechts marginale habitats aantreffen in het Hollandsch Diep.

Bij relatief lage voedselconcentraties is de quaggamossel eveneens sterk in het voordeel. Baldwin *et al.* (2002) namen onder laboratorium omstandigheden (bij een temperatuur van 23°C en een chlorofyl *a* concentratie van 1-5 µg.l<sup>-1</sup>) een 19 maal hogere groeisnelheid van juveniele quaggamosselen waar in vergelijking met driehoeksmosselen van vergelijkbare schelpenlengte.





*Figuur 5. Lengte/frequentieverdeling van de quagga- en driehoeksmosselen in het Hollandsch Diep gebaseerd op alle waarnemingen tijdens de bemonstering van de plekken 1 t/m 5 (tabel 2)*

## 9 Watertemperatuur

Thorp *et al.* (2002) bestudeerden de groei en overleving van driehoeks- en quaggamosselen in stroomgoten (mesocosms) die gevoed werden met onbehandeld water uit de Ohio River. De watertemperatuur in de goten varieerde van maximaal 32°C in de zomer tot ca. 0°C in de winter. De resultaten gaven in vier van de vijf seizoenen die het onderzoek in beslag nam een betere overleving te zien van quagga- dan van driehoeksmosselen. De cumulatieve groei van de beide mosselensoorten gedurende de gehele onderzoeksperiode verschilde echter niet significant van elkaar.

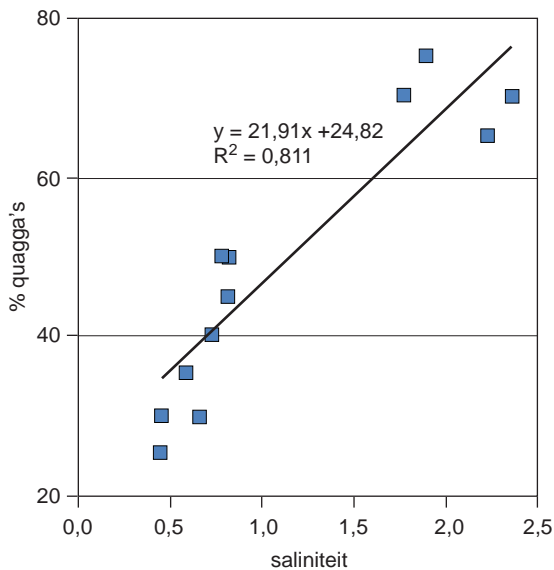
Mitchell *et al.* (1996) namen waar dat quaggamosselen meer abundant voorkwamen in een warmtepluim van een elektriciteitscentrale dan daarbuiten. Voor driehoeksmosselen vonden zij geen verschil.

Op basis van laboratoriumexperimenten concludeerden Domm *et al.* (1993) echter dat driehoeksmosselen meer thermisch resistent zijn dan quaggamosselen. Zij baseerden deze conclusie op het verschil tussen het  $CT_{max}$  (Critical Thermal maximum) van beide soorten ( $36,97^{\circ}C \pm 0,63$  voor de driehoeksmossel en  $36,42^{\circ}C \pm 0,68$  voor de quaggamossel). Ook vonden zij dat de overlevingstijd, bij een constante watertemperatuur van 32°C, van driehoeksmosselen duidelijk langer was dan bij quaggamosselen (respectievelijk 275 en 75 minuten).



## 10 Saliniteit

Janssen & Janssen-Kruit (1967) vonden tot een saliniteit van 2,76 ‰ nog driehoeksmosselen in het Kanaal door Voorne. In het Noordzeekanaal bedraagt de 75-percentiel van de saliniteit op de plaatsen waar de soort is aangetroffen 3,7 ‰ (Van Haaren & Tempelman, 2006). Van Benthem-Jutting (1922) vond nog driehoeksmosselen in de voormalige Zuiderzee bij een chloridegehalte van 6,8 ‰ (saliniteit van ca. 12,3 ‰). Deze waarde lijkt niet reëel, waarschijnlijk werd de waarneming gedaan tijdens een tijdelijke verhoging van het chloridegehalte (in het gebied was altijd een chloridegradiënt aanwezig die zich continu verplaatste onder invloed van het getijde op de Waddenzee en de aanvoer van zoet water via rivieren (o.a. Eem, IJssel, Overijsselse Vecht). Uit het experimentele werk van Setzler-Hamilton *et al.* (1997) blijkt na 12 maanden 96-98% overleving van driehoeksmosselen tot 8‰ saliniteit en 46% overleving bij 10‰. Ze produceerden larven bij 4 en 6‰ saliniteit. Kilgour *et al.* (1994) vonden in experimenten een achteruitgang in de conditie van driehoeksmosselen bij een saliniteit >1 ‰ en een temperatuur van 18-20°C. Na langzame



acclimatisatie kan de tolerantie voor de saliniteit oplopen tot 8‰ bij 20°C. Bij lagere temperaturen (3-12°C) vonden zij dat de volgende saliniteitswaarden werden getolereerd: post-veliger larven 2 ‰, veliger larven 4,5 ‰ en volwassen driehoeksmosselen (5-15 mm) tussen 2 en 4 ‰.

**Figuur 6.** Het verband tussen het voorkomen van quaggamosselen en de saliniteit (Zhulidov *et al.*, 2004)

Voor Noord-Amerikaanse populaties van de quaggamossel worden maximale tolerantiegrenzen opgegeven van 4 ‰ (McMahon, 1996) en 5 ‰ (Spidle *et al.*, 1995) onder experimentele condities. Orlova *et al.* (1998) geven voor Russische populaties geeft een waarde op van 7 ‰, na stapsgewijze acclimatisatie aan een hogere saliniteit en eveneens onder experimentele omstandigheden.

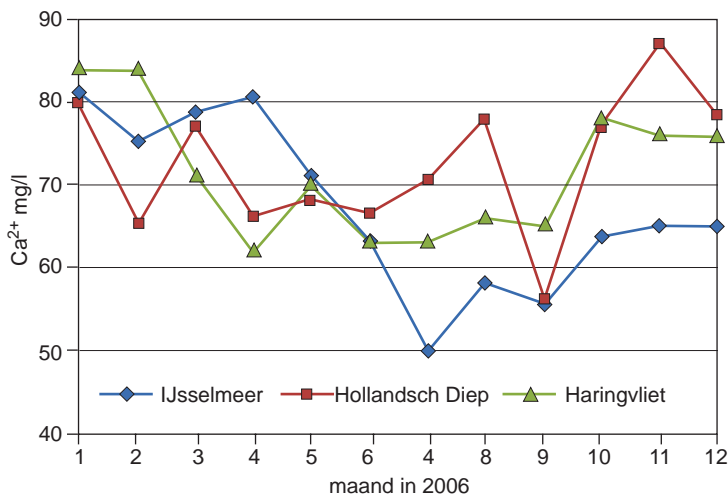
Uit onderzoek van Zhulidov *et al.* (2004), uitgevoerd in de benedenloop van de Don en de zijrivier de Manych, blijkt een verband tussen de saliniteit en het aandeel van quaggamosselen in de aangetroffen Dreissena's (*D. polymorpha* en *D. rostriformis bugensis*). Dit verband is aangegeven in figuur 6. Op grond van deze waarnemingen (Zhulidov *et al.*, 2004) lijkt de driehoeksmossel dus minder tolerant te zijn voor saliniteit en daarmee dus ook voor chloride. Sterfte van deze soort in de benedenloop van de Dnjepr/Bug treedt op wanneer de saliniteit boven de 6 ‰ komt (Rosenberg & Ludyanskiy, 1994). Wright *et al.* (1996) vonden een grotere saliniteitstolerantie van veligerlarven van driehoeksmosselen dan van quaggamosselen.

Geconcludeerd kan worden dat er zowel bij de driehoeks- als de quaggamossel een fenotypische aanpassing bestaat voor hogere osmotische waarden. Dit resulteert in een grotere tolerantie voor de concentratie aan zouten in het water waar ze voorkomen.



## 11 Calcium

Calcium is een belangrijk element voor de opbouw van de schelp en speelt tevens een rol in de osmoregulatie (bepaald een deel van de saliniteit). In Nederland zal echter de calciumconcentratie in watertypen die in verbinding staan met de Rijn (65% van het zoete oppervlakte water, Middelkoop, 1998) nooit beperkend zijn (figuur 7). De drempel voor het voorkomen van driehoeksmosselen ligt tussen de 8 en 12 mg.l<sup>-1</sup> (Sprung, 1987; Vinogradov *et al.*, 1993; Hincks & Mackie, 1997). Er zijn echter ook veldwaarnemingen bekend waarbij beneden een Ca<sup>2+</sup>-concentratie van 15 mg.l<sup>-1</sup> geen driehoeksmosselen werden waargenomen (Mellina & Rasmussen, 1994; Strayer *et al.*, 1996; Allen & Ramcharan, 2001). Uit onderzoek van Jones & Ricciardi (2005) bleek dat de Ca<sup>2+</sup>-concentratie in de St. Lawrence River 21 en 10% verklaarde van het verschil in biomassa van respectievelijk de driehoeks- en quaggamossel op de onderzochte locaties. De biomassa van driehoeksmosselen nam toe met de Ca<sup>2+</sup>-concentratie tot 25 mg.l<sup>-1</sup> en nam daarboven af. Bij quaggamosselen werd een lineair verband gevonden tussen de biomassa en de Ca<sup>2+</sup>-concentratie. Driehoeksmosselen werden niet aangetroffen bij een Ca<sup>2+</sup>-concentratie <8 mg.l<sup>-1</sup>, voor quaggamosselen was de ondergrens 12 mg.l<sup>-1</sup>.



**Figuur 7** Het verloop van de Ca<sup>2+</sup>-concentratie in het IJsselmeer, Hollandsch Diep en Haringvliet in 2006

Dit zou er op kunnen wijzen dat quaggamosselen een hogere calciumbehoefte hebben dan driehoeksmosselen (Zhulidov *et al.* 2004). De in het voorgaande geconstateerde hogere groeisnelheid van de quaggamossel kan een verklaring zijn voor de hogere calciumbehoefte. Door Hincks & Mackie (1997) werd een negatief effect van calcium gevonden. Bij Ca<sup>2+</sup>-concentraties van >25 mg.l<sup>-1</sup> constateerden zij een verhoogde sterfte van driehoeksmosselen, terwijl de groeisnelheid van juveniele driehoeksmosselen af nam bij Ca<sup>2+</sup>-concentraties boven de 32 mg.l<sup>-1</sup>. Of dit het gevolg zou kunnen zijn van onvoldoende acclimatisatie is onbekend. Verhoogde sterfte en/of een lagere groeisnelheid bij hogere Ca<sup>2+</sup>-concentraties (>32 mg.l<sup>-1</sup>) is voor de Nederlandse driehoeksmosselen nooit onderzocht.



## Literatuur

- Allen, Y.C. & C.W. Ramcharan, 2001. *Dreissena* distribution in commercial waterways of the U.S.: using failed invasions to identify limiting factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 898-907.
- Baldwin, B.S., M. Black, O. Sanjur, R. Gustafson, R.A. Iutz & R.C. Vrienenhoek, 1996. A diagnostic molecular marker for zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and potentially occurring bivalves: mitochondrial CO1. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 5: 9-14.
- Baldwin, B.S., M.S. Mayer, J. Dayton, N. Pau, J. Mendillo, M. Sullivan, A. Moore, A. Ma & E.L. Mills, 2002. Comparative growth and feeding in zebra and quagga mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*): implications for North American lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 680-694.
- Bayne, B.L. & R.C. Newell, 1983. Physiological energetic of marine molluscs. In Wilbur, K.M. & A.S.M. Saledin (eds.) *The Mollusca*: 407-415. Academic Press, New York.
- Bayne, B.L., A.J.S. Hawkins & E. Navarro, 1989. Effects of seston concentration on feeding, digestion and growth in the mussel *Mytilus edulis*. *Marine Ecology Progress Series* 55: 47-54.
- Berkman, P.A., D.W. Garton, M.A. Haltuch, G.W. Kennedy & L.R. Febo, 2000. Habitat shift in invading species: zebra and quagga mussel population characteristics on shallow soft substrates. *Biological Invasions* 2: 1-6.
- Bij de Vaate, A., 1991<sup>A</sup>. Colonization of the German part of the river Rhine by the Asiatic clam, *Corbicula fluminea* Müller, 1774 (Pelecypoda, Corbiculidae). *Bulletin Zoologisch Museum Universiteit Amsterdam* 13 (2): 13-16.
- Bij de Vaate, A., 1991<sup>B</sup>. Distribution and aspects of population dynamics of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), in the lake IJsselmeer area (The Netherlands). *Oecologia* 86: 40-50.
- Bij de Vaate, A., K. Jazdzewski, H. Ketelaars, S. Gollasch & G. van der Velde, 2002. Geographical patterns in range extension of macroinvertebrate Ponto-Caspian species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences* 59: 1159-1174.
- Bij de Vaate, A., 2006. De quaggamossel, *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov 1897), een nieuwe zoetwater mosselsoort voor Nederland. *Spirula* 353: 143-144.
- Bij de Vaate, A. & E.A. Jansen, 2007. Onderscheid tussen de driehoeksmossel en de quaggamossel. *Spirula* 358: 123-125.
- Bij de Vaate, A., 2008. Het voorkomen van zoetwatermosselen van het geslacht *Dreissena* in het Hollandsch Diep. Rapport Waterfauna Hydrobiologisch Adviesbureau, Lelystad, nr. 2008/01.
- Borcherding, J., 1991. The annual reproduction cycle of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in lakes. *Oecologia* 87: 208-218.
- Claxton, W.T. & G.L. Mackie, 1998. Seasonal and depth variations in gametogenesis and spawning of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in eastern Lake Erie. *Canadian Journal of Zoology* 76: 2010-2019.
- Claxton, W.T., A.B. Wilson, G.L. Mackie & E.G. Boulding, 1998. A genetic and morphological comparison of shallow- and deep-water populations of the introduced dreissenid bivalve *Dreissena bugensis*.- *Canadian Journal of Zoology* 76: 1269-1276.



- Dermott, R. & M. Munawar, 1993. Invasion of Lake Erie offshore sediments by *Dreissena*, and its ecological impacts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 2298-2304.
- Domm, S., R.W. McCauley, E. Kott & J.D. Ackerman, 1993. Physiological and taxonomic separation of two dreissenid mussels in the Laurentian Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 2294-2297.
- Haltuch, M.A., P.A. Berkman & D.W. Garton, 2000. Geographic information system (GIS) analysis of ecosystem invasion: exotic mussels in Lake Erie. *Limnology & Oceanography* 45: 1778-1787.
- Herbert, P.D.N., B.W. Muncaster & G.L. Mackie, 1989. Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas): a new mollusc in the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 1587-1591.
- Hincks, S.S. & G.L. Mackie, 1997. Effects of pH, calcium, alkalinity, hardness, and chlorophyll on the survival, growth, and reproductive success of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in Ontario lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 2049-2057.
- Hunter, R.D. & J.F. Bailey, 1992. *Dreissena polymorpha* (zebra mussels): colonization of soft substrata and some effects on unionid bivalves. *Nautilus* 106: 60-67.
- Janssen, A.W. & Janssen-Kruit, E., 1967. De molluskenfauna van het Kanaal door Voorne in verband met het zoutgehalte. *Correspondentieblad Nederlandse Malacologische Vereniging* 122: 1296-1298.
- Jones, L.A. & A. Ricciardi, 2005. Influence of physicochemical factors on the distribution and biomass of invasive mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) in the St. Lawrence River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 1953-1962.
- Karatayev, A.Y., L.E. Burlakova & D.K. Padilla, 1998. Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.). *Journal of Shellfish Research* 17: 1219-1235.
- Kilgour, B.W., G.I. Mackie, M.A. Baker & R. Keppel, 1994. Effects of salinity on the condition and survival of zebra mussels. *Estuaries* 17: 385-393.
- Kovalak, W.P., G.D. Longton & R.D. Smithee, 1993. Infestation of power plant water systems by the zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). In: Schloesser D.W. & T. Nalepa (eds.), *Zebra mussels: biology, impact and control*: 359-380. Lewis publishers, Boca Raton, USA.
- LePage, W.L, 1993. The impact of *Dreissena polymorpha* on waterworks operations at Monroe, Michigan: a case history. In: Schloesser D.W. & T. Nalepa (eds.), *Zebra mussels: biology, impact and control*: 333-358. Lewis publishers, Boca Raton, USA.
- Lewandowski, K., 1976. Unionidae as a substratum for *Dreissena polymorpha* Pall. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 23: 409-420.
- Madon, S.P., D.W. Schneider, J.A. Stoeckel & R.E. Sparks, 1998. Effects of inorganic sediment and food concentrations on energetic processes of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*: implications for growth in turbid rivers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 401-413.
- May, B. & J.E. Marsden. 1992. Genetic identification and implications of another invasive species of Dreissenid mussel in the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49:1501-1506.
- McMahon, R.F., 1996. The physiological ecology of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in North America. *Malacological Reviews* 18: 117-122.

- Mellina, E. & J.B. Rasmussen, 1994. Patterns in the distribution and abundance of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in rivers and lakes in relation to substrate and other physicochemical factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 1024–1036.
- Middelkoop, H., 1998. Twee rivieren. Rijn en Maas in Nederland. Rapport Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling, Arnhem, nr. 98.041.
- Mills E.L., J.R. Chrisman, B. Baldwin, R.W. Owens, R. O'Gorman, T. Howell, E.F. Roseman & M.K. Rath, 1999. Changes in the dreissenid community in the lower Great Lakes with emphasis on southern Lake Ontario. *Journal of Great Lakes Research* 25: 187–197.
- Mitchell J.S., R.C. Bailey & R.W. Knapton, 1996. Abundance of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in a warmwater plume: effects of depth and temperature. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 1705–1712.
- Molloy, D.P., D.H. Lynn & L. Giamberini, 2005. *Ophryoglena hemophaga* n. sp. (Ciliophora: Ophryoglenidae): a parasite of the digestive gland of zebra mussels *Dreissena polymorpha*. *Diseases of Aquatic Organisms* 65: 237-243.
- Molloy, D.P., A. bij de Vaate, T. Wilke & L. Giamberini, 2007. Discovery of *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov 1897) in Western Europe. *Biological Invasions* 9: 871-874.
- Orlova, M.I., V.V. Khlebovich & A. Yu. Komendantov, 1998. Potential euryhalinity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andr.). *Russian Journal of Aquatic Ecology* 7: 17-27.
- Orlova, M.I. & G.K. Shcherbina, 2002. On distribution of *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) in reservoirs of the Upper Volga River basin. *Zoologicheskij Zhurnal* 81: 515-520.
- Orlova, M.I. & V.E. Panov, 2004. Establishment of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas), in the Neva Estuary (Gulf of Finland, Baltic Sea): distribution, population structure and possible impact on local unionid bivalves. *Hydrobiologia* 514: 207-217.
- Orlova, M.I., J.R. Muirhead, P.I. Antonov, G.Kh. Shcherbina, Y.I. Starobogatov, G.I. Biochino, T.W. Therriault & H.J. MacIsaac, 2004. Range expansion of quagga mussels *Dreissena rostriformis bugensis* in the Volga River and Caspian Sea basin. *Aquatic Ecology* 38: 561-573.
- Pathy, D.A. & G.L. Mackie, 1993. Comparative shell morphology of *Dreissena polymorpha*, *Mytilopsis leucophaeata*, and the "quagga" mussel (Bivalvia: Dreissenidae) in North America. *Canadian Journal of Zoology* 71: 1012-1023.
- Popa, O.P. & Popa, L.O., 2006. The most westward European occurrence point for *Dreissena bugensis* (Andrusov 1897). *Malacologica Bohemoslovaca* 5: 3-5.
- Presj, A., K. Lewandowski & A. Stanczykowska-Piotrowska, 1990. Size selective predation by roach *Rutilus rutilus* on zebra mussels *Dreissena polymorpha*: field studies. *Ecologia* 83: 378-384.
- Reeders, H.H., A. bij de Vaate & E. Slim, 1989. The filtration rate of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) in three Dutch lakes with reference to biological water quality management. *Freshwater Biology* 22: 133-141.
- Reeders, H.H., A. bij de Vaate & R. Noordhuis, 1993. Potential of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) for water quality management. In: Schloesser D.W. & T. Nalepa (eds.), *Zebra mussels: biology, impact and control*: 439-451. Lewis publishers, Boca Raton, USA.

- Reeders H.H. & A. bij de Vaate, 1990. Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): a new perspective for water quality management. In: Gulati R.D., E.H.R.R. Lammens, M.L. Meijer & E. van Donk (eds.). Biomanipulations: tool for water management. *Hydrobiologia* 200/201: 437-450.
- Ricciardi, A., R.J. Neves & J.B. Rasmussen, 1998. Impending extinctions of North American freshwater mussels (Unionoida) following the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion. *Journal of Animal Ecology* 67: 613-619.
- Roe, S.L. & H.J. MacIsaac, 1997. Deepwater population structure and reproductive state of quagga mussels (*Dreissena bugensis*) in Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 2428-2433.
- Rosenberg, G. & M.L. Ludyanskiy, 1994. A nomenclatural review of *Dreissena* (Bivalvia: Dreissenidae), with identification of the quagga mussel as *Dreissena bugensis*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 174-184.
- Schloesser, D.W., W.P. Kovalak, G.D. Longton, K.L. Ohnesorg & R.D. Smithee, 1998. Impact of zebra and quagga mussels (*Dreissena* spp.) on freshwater Unionids (Bivalvia: Unionidae) in the Detroit River of the Great Lakes. *American Midland Naturalist* 140:299-313.
- Schloesser, D.W., J.L. Metcalfe-Smith, W.P. Kovalak, G.D. Longton & R.D. Smithee, 2006. Extirpation of freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae) following invasion of dreissenid mussels in an interconnecting river of the Laurentian Great Lakes. *The American Midland Naturalist* 155: 307-320.
- Setzler-Hamilton, E.M., Wright & J.A. Magee, 1997. Growth and spawning of laboratory-reared zebra mussels in lower mesohaline salinities. In: D'Itri, F.M. (ed.), *Zebra mussels and aquatic nuisance species*: 141-154. Ann arbour Press, Chelsea, Michigan, USA.
- Smit H., A. bij de Vaate & A. Fiolle, 1992. Shell growth of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha* (Pallas)) in relation to selected physico-chemical parameters in the Lower Rhine and some associated lakes. *Archiv für Hydrobiologie* 124: 257-280.
- Smit, H., A. bij de Vaate, E.H. van Nes & R. Noordhuis, 1993. Colonization, ecology and positive aspects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in The Netherlands. In: Schloesser D.W. & T. Nalepa (eds.), *Zebra mussels: biology, impact, and control*: 55-77. Lewis publishers, Boca Raton, USA.
- Son, M.O., 2007. Native range of the zebra mussel and quagga mussel and new data on their invasions within the Ponto-Caspian region. *Aquatic Invasions* 2: 174-184.
- Spidle, A.P., E.L. Mills & B. May, 1995. Limits to tolerance of temperature and salinity in the quagga mussel (*Dreissena bugensis*) and the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 2108-2119
- Sprung, M., 1987. Ecological requirements of developing *Dreissena polymorpha* eggs. *Archiv für Hydrobiologie, Suppl.* 79: 69-86.
- Stepien, C.A., C.D. Taylor, I.A. Grigorovich, S.V. Shirman, R. Wei, A.V. Korniushev & K.A. Dabrowska, 2003. DNA and systematic analysis of invasive and native dreissenid mussels: is *Dreissena bugensis* really *D. rostriformis*? *Aquatic Invaders* 14(2): 1, 8-11, 14-18. The Digest of the National Aquatic Species Clearinghouse, SUNY, Brockport, NY.
- Stoeckmann, A. & D.W. Carton, 2001. Flexible energy allocation in zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in response to different environmental conditions. *Journal North American Benthological Society* 20: 486-500.

- Stoeckmann, A., 2003. Physiological energetics of Lake Erie dreissenid mussels: a basis for the displacement of *Dreissena polymorpha* by *Dreissena bugensis*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 126-134.
- Strayer Jr., D.L., Powell, P., Ambrose, L.C., Smith, M.L., Pace & D.T. Fischer, 1996. Arrival, spread, and early dynamics of a zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) population in the Hudson River estuary. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 1143-1149.
- Therriault, T.W., M.F. Docker, M.I. Orlova, D.D. Heath & H.J. MacIsaac, 2004. Molecular resolution of the family Dreissenidae (Mollusca: Bivalvia) with emphasis on Ponto-Caspian species, including first report of *Mytilopsis leucophaeata* in the Black Sea basin. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30: 479-489.
- Thorp, J.H., J.E. Alexander, B.L. Bukaveckas, G.A. Cobbs & K.L. Bresko, 1998. Responses of Ohio river and lake Erie dreissenid molluscs to changes in temperature and turbidity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 220-229.
- Thorp, J.H., J.E. Alexander & G.A. Cobbs, 2002. Coping with warmer, large rivers: a field experiment on potential range expansion of northern quagga mussels (*Dreissena bugensis*). *Freshwater Biology* 47: 1779-1790.
- Van Benthem-Jutting, T., 1922. Zoet- en brakwatermollusken. In: Redeke, H.C. (ed.), *Flora en fauna der Zuiderzee: monografie van een brakwatergebied*. Uitgave Nederlandsche Dierkundige Vereeniging, De Boer Publishers, Den Helder.
- Van Benthem Jutting, W.S.S., 1954. Mollusca.- In: De Beaufort, L.F. (red.): *Veranderingen in de Flora en Fauna der Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de afsluiting in 1932*: 233-253. Uitgave Nederlandse Dierkundige Vereniging, De Boer, Den Helder.
- Van der Velde, G. S. Rajagopal & A. bij de Vaate, in press. From zebra mussels to quagga mussels: an introduction to the Dreissenidae. In: Van der Velde, G. S. Rajagopal & A. bij de Vaate, *The zebra mussel in Europe*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Van Eerden, M.R., 1998. Patchwork. Patch use, habitat exploitation and carrying capacity for water birds in Dutch freshwater wetlands. Thesis, university Groningen.
- Van Haaren, T. & D. Tempelman, 2006 *De tweekleppigen van het Noordzeekanaal (Mollusca: Bivalvia)*. *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 24: 89-116.
- Vinogradov, G.A., N.F. Smirnova, V.A. Sokolov, & A.A. Bruznitsky, 1993. Influence of chemical composition of the water on the mollusk *Dreissena polymorpha*. In Nalepa, T.F. & D.W. Schloesser (eds.) *Zebra mussels: biology, impacts, and control*: 283-293. Lewis Publishers, Inc. (CRC Press), Boca Raton, Florida, USA.
- Walz, N., 1978. The energy balance of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in laboratory experiments and in Lake Constance. II. Reproduction. *Archiv für Hydrobiologie, Suppl.* 55: 106-119.
- Weber, A., M.G.D. Smit and M.T. Colombon, in druk. Eutrophication and algal blooms: zebra mussels as a weapon. In: Van der Velde, G. S. Rajagopal & A. bij de Vaate, *The zebra mussel in Europe*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Wright, D.A., E.M. Setzler-Hamilton, J.A. Magee, V.S. Kennedy & S.P. McIninch, 1996. Effect of salinity and temperature on survival and development of young zebra (*Dreissena polymorpha*) and quagga (*Dreissena bugensis*) mussels. *Estuaries* 19: 619-628.

Zhulidov, A.V., D.F. Pavlov, T.F. Nalepa, G.H. Scherbina, D.A. Zhulidov & T.Yu Gurtovaya, 2004.  
Relative distributions of *Dreissena bugensis* and *Dreissena polymorpha* in the lower Don River  
system, Russia. International Review of Hydrobiology 89: 326-333.

