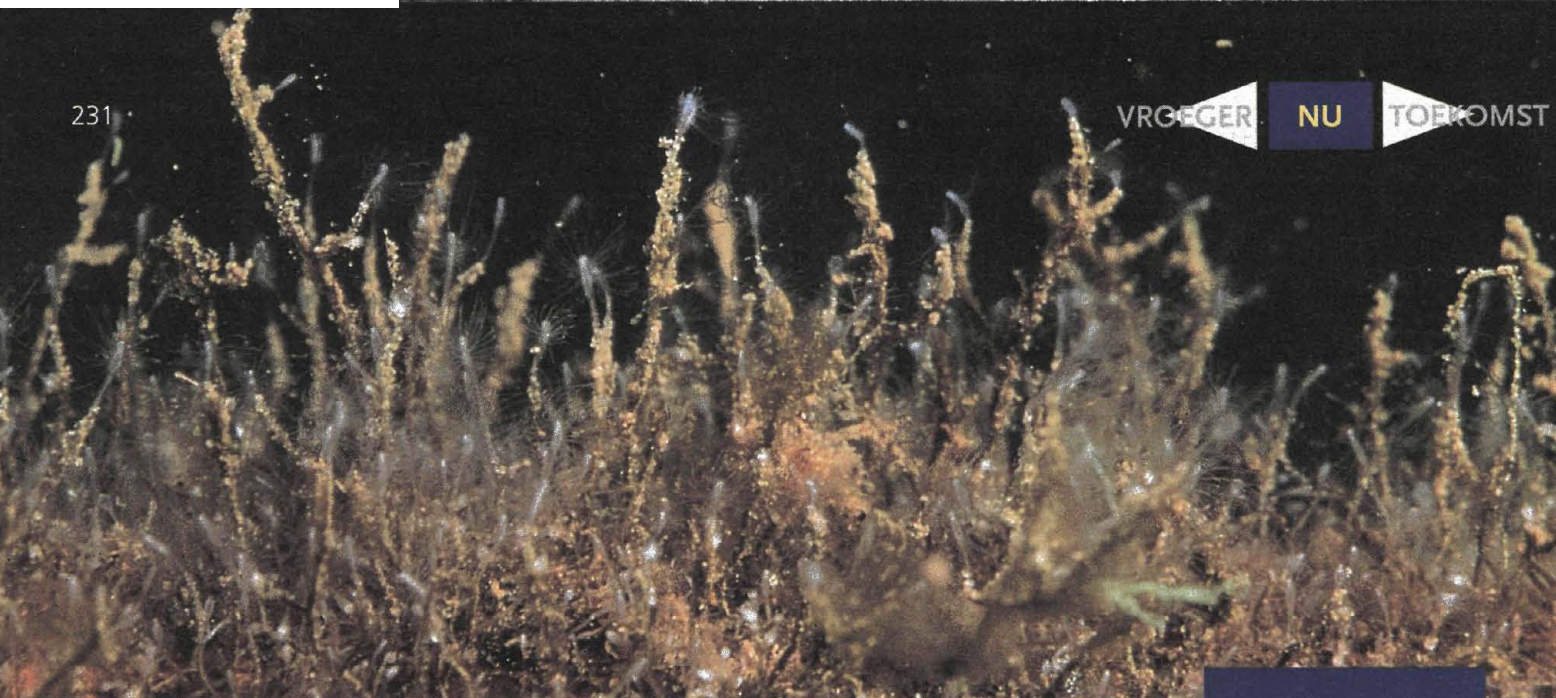




Macrofauna in het Ruurd Noordhuis IJsselmeergebied

De Brakwaterpoliep (*Cordylorhiza caspia*) kwam algemeen voor in de Zuiderzee. Hij heeft zich na de afsluiting aan het zoete water weten aan te passen en komt ook nu nog massaal voor, o.a. op de stenen beschoeiingen (foto: W. Kolvoort).

De macrofauna van het IJsselmeergebied krijgt in het algemeen weinig aandacht. De betekenis van Driehoeksmosselen voor de waterkwaliteit en voor watervogels heeft enige bekendheid en de wolken Vedermuggen die zich in het voorjaar rond de oevers ontwikkelen halen jaarlijks de pers, maar er is veel meer.

Door de grote uitgestrektheid van de meren in combinatie met hun geringe diepte is vooral de bodemfauna van grote ecologische betekenis. Dat geldt beduidend minder voor de macrofauna van de oevergebieden, omdat de zone met oeverhabitats zeer smal is. Samen met het ontbreken van brakke overgangsgebieden naar de Waddenzee resulteert dit in een relatief lage diversiteit bij de macrofauna als geheel. Herstelprojecten kunnen deze situatie verbeteren. Toch is ook de huidige macrofauna voor het ecosysteem van grote betekenis.

Uit de term 'macrofauna' wordt misschien niet direct duidelijk dat het hier gaat om kleine beestjes. De term geeft vooral het onderscheid aan met zoöplankton; macrofauna is alles wat aan ongewervelden op een doorsnee zeef blijft liggen, zoals molusken, vlokreeften, slijk- en aasgarnalen, muggenlarven en wormen. Maar ook groepen kleinere beesten als mosselkreeftjes (Ostracoda) en aaltjes (Nematoda), die bodembewoners zijn en duidelijk niet onder zoöplankton vallen, worden voor het gemak vaak onder macrofauna gevat. Sinds 1992 voert Rijkswaterstaat in het kader van het landelijke Biologisch Monitoringsprogramma eens per vier jaar zogenaamde "habitatbemonsteringen" uit, gericht op de macrofauna van de rivieren en meren. Met behulp van de resultaten daarvan kunnen de verschillende gemeenschappen worden gekarakteriseerd (Noordhuis, 1997, 2000). In de grote

meren zijn in grote lijnen vijf gemeenschappen te onderscheiden:

1. Langs de oevers de gemeenschap van water- en oeverplanten en
2. die van stenen beschoeiingen.
3. Op de bodem onderscheiden we de gemeenschap van de kale bodems en
4. die van driehoeksmosselbanken.
5. Tenslotte is er de vrije waterkolom. Dit is het domein van het zoöplankton; eigenlijk is de Aasgarnaal (*Neomysis integer*) de enige algemene macrofaunasoort die van de hele waterkolom gebruik maakt.

OEVERGEMEENSCHAPPEN

Karakteristiek voor deze gemeenschappen is de aanwezigheid van soorten die gebruik maken van de nabijheid van het wateroppervlak en van structuren die deze doorbreken zoals stenen in de oever of planten-

stengels: luchtademende soorten zoals longslakken en larven van bepaalde waterinsecten. Kokerjuffers, larven van watervlinders en muggenlarven als *Endochironomus*, die leeft in een kokertje dat aan waterplanten is vastgehecht, maken deel uit van deze gemeenschap. Ook zoetwaterpoliepen (*Hydra* spp.) zijn soms massaal op water- of oeverplanten te vinden. De gemeenschappen van water- en oeverplanten zijn in het IJsselmeergebied slecht ontwikkeld; vooral de oeverzone is slecht ontwikkeld als gevolg van het vaste waterpeil.

Filterfeeders

Stenen oeverbeschoeiingen zijn des te overvloediger beschikbaar. Deze zijn de rif-fen van het zoete water. Hier leven met name sessiele soorten, die zich vasthechten op de harde ondergrond, vooral aan de onderzijde van de stenen. Elke steen raakt na verloop van tijd begroeid met geelachtige plakaten zoetwatersponzen (meestal *Ephydatia fluviatilis*), een harige massa van Brakwaterpoliepen (*Cordylorhiza caspia*) en mosdiertjes of met Driehoeksmosselen (*Dreissena polymorpha*). De gefixeerde positie van deze dieren heeft consequenties voor de wijze waarop voedsel bemachtigd kan worden; al deze soorten zijn filterfeeders die zich voeden met plankton dat met de waterbewegingen wordt aangevoerd, in sommige gevallen wordt zo'n waterstroom ook actief opgewekt (mosselen).

Alleseters

Tussen deze vastzittende dieren scharrelt een keur aan beweeglijker soorten die zich voeden met algen of met detritus, zoals slakken en bepaalde kreeftachtigen. Zeer karakteristiek voor de stenen oevers zijn de Frygische muts (*Ancylus fluviatilis*) en de Zoetwaterneriet (*Theodoxus fluviatilis*), twee slakkensoorten die, beschermd door een kapvormige schelp die vrijwel het gehele dier bedekt, algen van het steenoppervlak schrappen. Ook de meer conventioneel gevormde Grote en Kleine diepslak (*Bithynia tentaculata* en *B. leachii*) en de Ovale poel-slak (*Radix ovata*) zijn altijd aanwezig.

Onder de kreeftachtigen is de Tijgervlokreeft (*Gammarus tigrinus*) altijd present, tegenwoordig ook de vlokreeften *Dikerogammarus villosus* en *D. haemobaphes* en de Kaspische slijkgarnaal (*Corophium curvispinum*). Deze kreeftjes zijn niet specifiek voor deze gemeenschap, maar ze komen vaak in veel grotere aantallen voor dan meer karakteristieke oeverbewoners als de zoetwaterpissebedden (*Asellus aquaticus* en *Proasellus meridianus*).

Predatoren

Ook onder de macrofauna zelf ontbreken de predatoren niet, met name in de gemeenschap van de stenen oevers. Sponzen worden belaagd door de lange zuignuit van larven van spongsaasvliegen (*Sisyra* spp.), terwijl bloedzuigers en platwormen de slakken en kreeftjes onder zich verdelen. Slakken worden vooral belaagd door de bloedzuiger *Glossiphonia complanata* en platwormen van het geslacht *Dugesia*. Kreeftachtigen (met name zoetwaterpissebedden) zijn voer voor bijv. de platworm *Dendrocoelum lacteum*, terwijl de eveneens algemeen voorkomende platworm *Polycelis tenuis* en de bloedzuiger *Erpobdella octoculata* het vooral op wormen en muggenlarven hebben begrepen. De minder algemene bloedzuiger *Hemiclepsis marginata* zuigt bloed bij passerende vissen. Een andere bloedzuiger, *Theromyzon tessulatum*, kruipt, als hij de kans krijgt, via de neusgaten in de luchtpijp van in de oeverzone foeragerende watervogels, waarna hij zich gedurende enige dagen volzuigt.

BODEMFAUNA

In grote meren met een geringe diepte spelen de bodemgemeenschappen een veel grotere rol in het ecosysteem dan die van de oevers. De soortensamenstelling hangt af



De Aasgarnaal (*Neomysis integer*) is de enige algemene macrofauna soort die samen met het zoöplankton structureel van de vrije waterkolom gebruik maakt. Net als de Brakwaterpoliep heeft hij de verzoeting na de afsluiting van de Zuiderzee overleefd (foto: P. Hollebeek).

van allerlei factoren, waaronder de aard van het sediment, de waterdynamiek (sedimentatie en erosie, stroming, golfwerking) en de diepte en afstand tot de oever (Noordhuis, 2000). Ook de mate van verontreiniging van de bodem met bijv. zware metalen kan een rol spelen, bijvoorbeeld in het Ketelmeer. Dit meer fungeerde in het verleden als bezinkbak voor vervuild IJsselslib, voordat het water het IJsselmeer bereikte. Nog vrij recent was dit merkbaar aan de lage dichtheden van muggenlarven, terwijl bij de weinige nog aanwezige dieren veel afwijkingen werden gevonden (Noordhuis, 1997). Eind jaren tachtig werd aangetoond dat in samenhang met afnemende gehalten van toxische stoffen de dichtheden van muggenlarven toenamen en het percentage met afwijkingen afnam (van Urk & Kerkum, 1986).

In het IJsselmeer zelf heeft bodemverontreiniging alleen in de diepere geulen een rol gespeeld (Ente, 1984), maar ook hier zijn de gehalten sinds de jaren zeventig sterk gedaald (Noordhuis, 2000). In het IJsselmeer en Markermeer lijkt de aanwezigheid van Driehoeksmosselen een sterkere invloed uit te oefenen op de rest van de bodemfauna dan het sedimenttype. Kale bodems worden daar vooral bevolkt door diverse soorten borstelarme wormen (*Oligochaeta*), samen met erwtenmosseltjes (*Pisidium* spp.) en twee kieuwslakjes, de Vijverpluimdrager (*Valvata piscinalis*) en het Jenkin's waterhorentje (*Potamopyrgus anitpodarum*). In de randmeren spelen muggenlarven een grotere rol, wellicht in verband met de geringere diepte en de kortere afstand tot de oever.

Vedermuggen

Toch is er ook langs de dijken van het IJsselmeer en Markermeer, bijv. langs de Houtribdijk, elk voorjaar in mei en juni sprake van enorme concentraties muggen, die zich als "rookpluimen" boven de dijk manifeste-

ren. Dit zijn geen steekmuggen, maar zogenaamde dans- of vedermuggen, waarvan de larven in en op de meerbodems leven. Hoewel ze niet steken kunnen deze muggen door hun massale optreden voor bijv. het verkeer veel overlast veroorzaken. Er is een groot aantal soorten, verdeeld over bijna even zoveel geslachten (*Chironomus*, *Procladius*, *Cladotanytarsus*, *Cricotopus*, enz.). Sommige soorten zijn vooral tussen de oevervegetatie of op de stenen beschoevingen te vinden, andere in de mosselbanken of kale bodems. Met de diepte en de afstand tot de oever neemt het aantal soorten af, tot op diepten van enkele meters alleen de soort *Chironomus plumosus* overblijft (fig. 1). Het is met name de voorjaarsgeneratie van soorten uit dit geslacht die in mei de rookpluimen vormt. In de winter is de ontwikkeling van de larven in hoge mate gesynchroniseerd, waardoor de volwassen dieren binnen een tijdsbestek van enkele weken uitvliegen. In de rookpluimen vindt de paring plaats, waarna de vrouwtjes de eieren op het wateroppervlak afzetten. De zomergeneratie ontwikkelt zich door lokale verschillen in temperatuur e.d. minder synchroon, waardoor bij het uitvliegen van deze generatie in de nazomer minder overlast wordt ondervonden. Hoewel de dichtheden van muggenlarven op de meerbodems sterk door predatie kunnen worden beïnvloed, zijn grote concentraties Vedermuggen rond de meren een vast onderdeel van het ecosysteem dat niet of nauwelijks stuurbaar is.

Fig. 1. Relatie tussen de waterdiepte en het aantal soorten insecten(larven) op de bodem, IJsselmeer en Markermeer in 1992 en 1996.

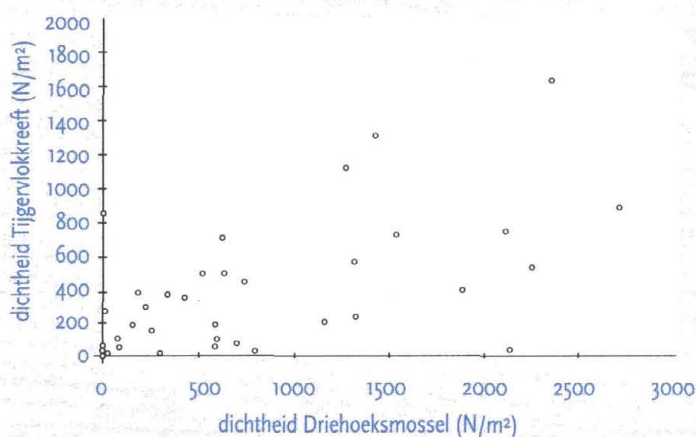
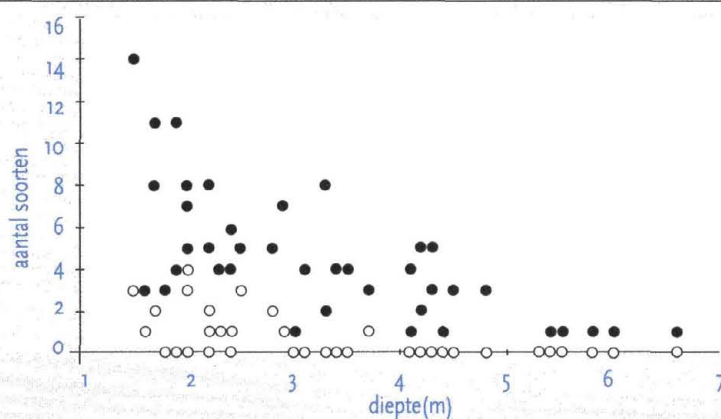
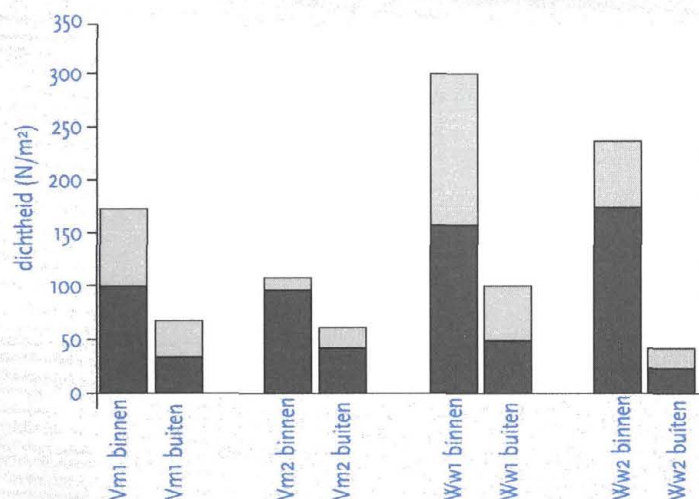


Fig. 2. Relatie tussen de dichtheid van Driehoeksmosselen en die van de Tiggervlokreef op de bodem van IJsselmeer en Markermeer in 1992 en 1996.

Fig. 3. Dichtheden van muggenlarven en wormen in en buiten vis-exclusies in het Veluwe-meer (Vm) en Wolderwijd (Ww) in 1988 (A. Naber, ongepubliceerde gegevens RIZA).



Mosselbanken

Driehoeksmosselen hechten zich net als hun zoute tegenhangers met zogenaamde "bysusdraden" vast op een harde ondergrond en vormen zo mosselbanken. In de Veluwerandmeren bestaat de ondergrond vaak uit schelpen van levende of dode zwanemosselen, in de zuidelijke randmeren en in het IJsselmeer zijn het vooral de schelpen van Strandgapers (*Mya arenaria*) en andere zoutwatersoorten, die nog veelvuldig voorkomen in afzettingen uit de Zuiderzeeperiode. De Driehoeksmossel komt hier dus vooral voor op plaatsen waar deze schelpenbanken aan het opper-

vlak komen en waar zowel erosie als sedimentatie niet te sterk is.

In een driehoeksmosselbank kunnen de dichtheden oplopen tot vele duizenden mosselen per m². Vooral als de dichtheden niet al te hoog zijn bestaan er in zo'n bank allerlei microhabitats, waarin andere macrofaunasoorten zich thuis voelen. Veel soorten van de kale bodems vinden we hier terug, aangevuld met diverse soorten muggenlarven en enkele soorten die ook op de stenen oevers te vinden zijn, zoals bloedzuigers en de Grote diepslak. Naarmate de mosseldichtheden groter worden voelt vooral de Tiggervlokreef zich hier meer thuis (fig. 2).

Voedsel voor vis en vogels

Onder de vissen is vooral de Blankvoorn (*Rutilus rutilus*) een gespecialiseerde mossel- en slakkeneter. Met behulp van een krachtige set "keeltanden", een kauworgaan gevormd uit benige uitgroeijsels op de laatste kieuwboog, kan hij de schelpen gemakkelijk kraken. Muggenlarven en wormen, waarvan de dichtheden vaak ook enkele duizenden per m² bedragen, worden gegeten door vissoorten als Brasem (*Abramis brama*) en Pos (*Gymnocephalus cernuus*). In geëutrofiëerde wateren kan de dichtheid van Brasem toenemen tot meer dan 100 kg/ha, zoals dat bijv. in de jaren zeventig en tachtig in de randmeren het geval was (Noordhuis, 1997). Omdat deze vis op zoek naar voedsel de bodem omwoelt en veel nutriëntrijk slib opwerfelt, wordt het water in zulke situaties nog troebel. Bij zulke hoge visdichtheden is de predatiedruk op de bodemfauna natuurlijk sterk: uit experimenten die eind jaren tachtig in de Veluwerandmeren werden uitgevoerd bleek dat de dichtheden van muggenlarven en wormen in visexclusies (op de bodem geplaatste kooien om de vis buiten te houden) na verloop van tijd ongeveer drie keer zo hoog waren als daarbuiten (Naber, RIZA, ongepubliceerde gegevens; fig. 3).

Ook duikende watervogels profiteren van deze voedselbronnen. Jenkin's waterhorentjes en zelfs mosselkreeftjes worden in de zomermaanden in grote hoeveelheden gegeten door Kuifeenden (*Aythya fuligula*; de Leeuw, 1997), terwijl sommige Tafelenden (*A. ferina*) zich toeleggen op het verzamelen van muggenlarven. Deze eenden voeden zich echter in het winterhalfjaar grotendeels met Driehoeksmosselen, net als Brilduikers (*Bucephala clangula*) en, in het IJsselmeer, grote aantallen Toppereenden (*A. marila*; de Leeuw & van Eerden, 1995). Op plaatsen waar de mosselbanken niet al te diep liggen kan door deze vogels in de loop van de winter meer dan de helft worden geconsumeerd (de Leeuw & Noordhuis, 1991). Met name bij Kuifeenden is de relatie met de Driehoeksmossel zo sterk dat hun aantallen sterk worden beïnvloed door veranderingen in de dichtheden van de mosselpopulatie. Dit was vooral waar te nemen rond de monding van de IJssel, toen de mosselen daar geleidelijk terugkeerden, nadat ze door verontreiniging met zware metalen en zuurstoftekort in de jaren zestig waren verdwenen (Noordhuis, 1997; fig. 4).

Filtratie en helderheid

Driehoeksmosselen hebben nog op een andere manier invloed op het ecosysteem. Ze leven van fytoplankton en filteren daarom het water. Algen worden naar de maag getransporteerd en slib en ander onverteerbaar materiaal wordt in slijm ingebed en uitgestoten in de vorm van "pseudofaeces", die naar de bodem zinken. Uit het gefilterde water wordt dus al het zwevend materiaal verwijderd en dat heeft een positief effect op de helderheid van het water. Een doorsnee mossel filtert ongeveer een liter water per dag, zodat bij een dichtheid van enkele honderden mosselen per m² het effect op de waterkwaliteit aanzienlijk kan zijn (Reeders et al., 1989; Noordhuis et al., 1994). Berekend is dat de mosselen in ongeveer 9 dagen een hoeveelheid water filteren, gelijk aan de inhoud van het IJsselmeer.

Rond 1994 keerden ook in de Veluwe-landmeren de mosselen terug, na een afwezigheid van 25 jaar die gerelateerd was aan de eutrofiëringstoestand. De mosselen gingen waarschijnlijk dood door zuurstofgebrek doordat ze "ondersneeuwen" met uitzinkend materiaal uit de waterkolom. Samen met de eveneens herstellende kranswiervegetatie bewerkstelligden ze een doorzichttoename van ca 40 cm naar gemiddelde waarden van meer dan een meter in de jaren 1998-2000.

In het Markermeer daarentegen zijn de mosselen in de laatste vijftien jaar sterk afgenomen, mogelijk ten gevolge van een sterke 'verslibbing' van het substraat, waardoor er geen goede vestigingsmogelijkheden meer zijn. Deze afname blijkt o.a. uit de vergelijking van mosselkarteringen in 1981, 1993 en 2000 (bij de Vaate & Greijdanus-Klaas, 1994; Lammens, dit nummer). Gezien de relatie tussen mosselen en Kuifeenden blijkt de verslechtering van de mosselstand ook uit de afname van de aantallen Kuifeenden in het winterhalfjaar. In het zomerhalfjaar, waarin de vogels nauwelijks mosselen eten, is er van een afname van Kuifeenden geen sprake (fig. 5).

De drastische afname van de mosselpopulatie heeft ook effect op de totale filtratiecapaciteit. In het algemeen werd aangenomen dat de fytoplanktongroei in het Markermeer (veel meer dan in het IJsselmeer) werd beperkt door de grote hoeveelheid zwevend slib en de geringe hoeveelheid licht die daarvoor in het water kon doordringen. Toch is de hoeveelheid chlorofyl in het Markermeer gestaag toegenomen zonder dat de hoeveelheid slib of de nutriëntgehalten veranderd

zijn, zodat de concentratie tegenwoordig net zo hoog is als in het IJsselmeer (Noordhuis, 2000; Lammens, dit nummer). In samenhang hiermee is het doorzicht sinds ongeveer 1990 aanzienlijk afgenomen.

ZUIDERZEERELICTEN

Uit het voorgaande blijkt hoe de macrofauna constant aan verandering onderhevig is. De sterkste veranderingen hebben zich natuurlijk voorgedaan in de periode na de aanleg van de Afsluitdijk in de jaren dertig (de Beaufort, 1954). Vóór die tijd bestond er in het gebied een zoutgradiënt van ca 15000 mg/l in het noorden tot ca 2000 mg/l in het zuiden (tegenwoordig bedraagt het zoutgehalte in het hele gebied ca 200 mg/l) en werd het gebied bevolkt door zoutminnende of op z'n minst zouttolerante soorten. Gemeenschappen, vergelijkbaar met de vijf eerder genoemde groepen, waren wel aanwezig, maar bestonden grotendeels uit andere soorten. Binnen het gebied bestond bovendien een grote ruimtelijke variatie, die werd bepaald door verschillen in zoutgehalte en dynamiek. Het noordelijke deel, het huidige IJsselmeer, stond onder invloed van getij en stromingen. Aansluitend op de populaties in de Waddenzee waren er banken van zoutwatermosselen (*Mytilus edulis*) en daarbuiten leefden Strandgapers en Nonnetjes (*Macoma balthica*). 's Zomers trokken Strandkrabben (*Carcinus maenas*) en Gewone garnalen (*Crangon crangon*) het gebied binnen. In de zuidelijke kom, het huidige Markermeer en het gebied waar nu de Flevopolders liggen, was de dynamiek

aanzienlijk geringer, evenals het zoutgehalte. Hier ontbraken de mosselbanken, en in en op de bodem kwam een gemeenschap van brakke soorten voor, waaronder bijv. de Brakwaterkokkel (*Cerastoderma glaucum*), de Brakwaterpok (*Balanus improvisus*) en het Zuiderzeekrabbetje (*Rhithropanopeus harrisii*). Na de voltooiing van de Afsluitdijk in 1932 verzoette het water in het hele gebied binnen enkele maanden. De zoutwatersoorten in het noorden verdwenen als laatste rond 1935. Ook de brakke gemeenschap in het zuiden verdween grotendeels, maar sommige soorten konden zich handhaven op plaatsen waar door uitslag van brak polderwater de zoutgehalten nog net iets hoger bleven, zoals in de Gouwee, waar we nu in de driehoeksmosselbanken nog steeds de pisbed *Cyathura carinata* kunnen aantreffen. Andere soorten, zoals het Zuiderzeekrabbetje, trokken zich terug in het Noordzeekanaal, dat nog steeds brak water bevat (van der Hammen, 1992). Slechts enkele soorten met een zeer brede tolerantierange voor zoutgehalten, die vaak ook vóór de afsluiting door het gehele gebied voorkwamen, wisten zich in grotere delen van het IJsselmeer en Markermeer te handhaven. Bij de eerste habitatbemonstering in 1992 bleek bijv. de slijkgarnaal *Corophium lacustre* nog talrijk voor te komen in de westelijke helft van het Markermeer, met inbegrip van Gouwee, IJmeer en Noordzeekanaal. Nog succesvoller waren de Aasgarnaal en de Brakwaterpoliep in de gemeenschap van de stenen oevers, die beide nog steeds talrijk voorkomen.

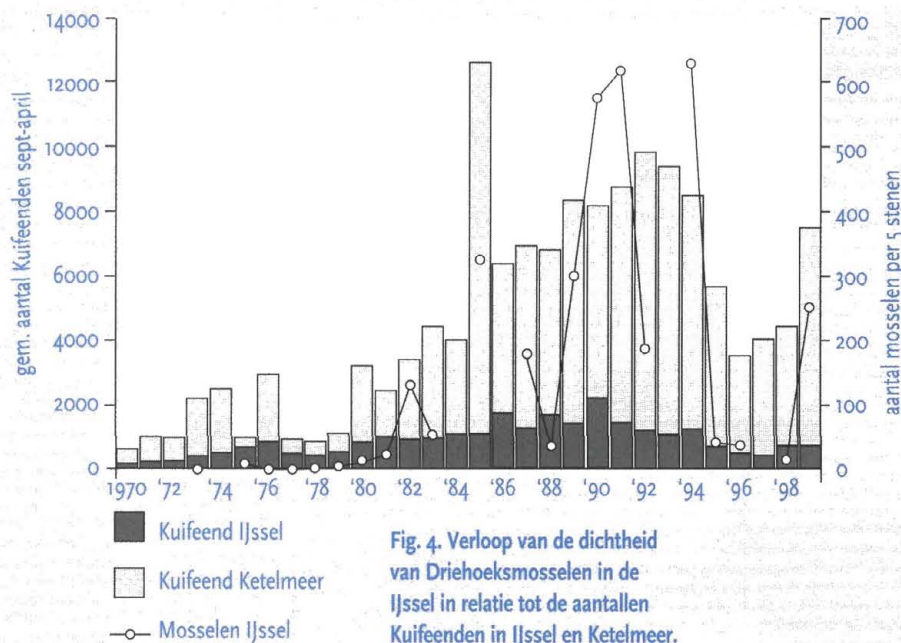


Fig. 4. Verloop van de dichtheid van Driehoeksmosselen in de IJssel in relatie tot de aantallen Kuifeenden in IJssel en Ketelmeer.



Driehoeksmosselen (*Dreissena polymorpha*) hechten zich op de bodem van het IJsselmeer en Markermeer vaak aan schelpen uit de Zuiderzeeperiode; hier een oude kokkelschelp (foto: W. Kolvoort).

NIEUWKOMERS EN 'EXOTEN'

De andere Zuiderzeebewoners werden na de afsluiting geleidelijk vervangen door zoetwatersoorten. Bij de schelpdieren was sprake van een soort "molluskenvacuüm", toen in 1935 de zoutwatersoorten waren uitgestorven, terwijl de eerste zoetwatersoorten pas in 1936 werden gevonden (tabel 1). Onder de eerste kolonisatoren waren het Jenkin's waterhorentje en de Driehoeksmossel, die zich via vrij bewegende larven zeer snel kon verspreiden (de Beaufort, 1954). Beide soorten kunnen worden opgevat als 'exoten'. De Driehoeksmossel is in 1826 in Nederland verschenen. Waarschijnlijk werd hij vanuit het gebied rond de Kaspische en Zwarte Zee aangevoerd in de vorm van de vrijzwemmende larven in het ballastwater van schepen. Overigens zijn ook de Brakwaterpoliep en de Aasgarnaal, die de verzoeting hebben overleefd, oorspronkelijk van elders afkomstig. In deltagebieden over de hele wereld zijn concentraties van exoten te vinden als gevolg van het intensieve scheepvaartcontact dat tussen deze gebieden plaatsvindt. De Tijgervlokreeft is in 1960 waarschijnlijk

opzettelijk uitgezet in het IJsselmeer (Pinkster et al., 1992). Hij heeft de inheemse *Gammarus pulex* in het IJsselmeergebied grotendeels verdreven.

Veel van de meest recente introduces zijn afkomstig uit het gebied van de Zwarte en Kaspische Zee en hebben het IJsselmeergebied via de rivieren bereikt. Dat was bijv. het geval met de Kaspische slijkgarnaal (*Corophium curvispinum*) die in 1987 in de Nederlandse takken van de Rijn verscheen en daar reeds drie jaar later enorme dichtheden bereikte. Dit diertje bouwt een buisje van slib op een harde ondergrond. Het is dus afhankelijk van de aanvoer van voedsel en heeft daarom een voorkeur voor stromend water. In het IJsselmeer en de randmeren verliep de kolonisatie dan ook langzaam en er werden niet zulke hoge dichtheden bereikt. Toch lijkt hij de inheemse verwant *C. lacustre* in het westen van het Markermeer te verdringen (Noordhuis, 2000).

In 1992 ontstond met de opening van het nieuwe Main-Donaukanaal een verbinding tussen de stroomgebieden van Donau en Rijn. Sindsdien passeren elk jaar enkele Donausoorten via de Rijn de Neder-

landse grens, en een deel daarvan vestigt zich ook in het IJsselmeergebied. In 1995 verschenen de twee vlokreeften *Dikrogamma villosus* en *D. haemobaphes*. Anders dan de Kaspische slijkgarnaal zijn dit beweeglijke diertjes die niet afhankelijk zijn van waterbeweging. Als gevolg daarvan waren zij in staat om de randmeren in één jaar volledig te koloniseren (Meijer et al., 2000). Daarbij lijkt de Tijgervlokreeft sterk in dichtheid af te nemen, zodat we nu zover zijn gevorderd dat de ene exoot door de andere wordt verdrongen.

BIODIVERSITEIT

Een vrij klein aantal soorten is zeer talrijk aanwezig, vooral door aanvankelijk vaak massaal optreden van exoten. Door terugdringing van de eutrofiëring lijkt die diversiteit echter wel wat toe te nemen, mede doordat met het terugkeren van diverse soorten waterplanten (en in de randmeren ook Driehoeksmosselen) de variatie aan habitats toeneemt. Via aangepast, meer natuurlijk beheer van het waterpeil, waarbij bijv. hoge waterstanden in het voorjaar worden toegelaten, kan zich ook een grotere variatie in de oevervegetatie ontwikkelen, met een geleidelijker overgang van land naar water (waterriet). Hierdoor kunnen met name de kansen voor oevergebonden waterinsecten sterk verbeteren. De mogelijkheden voor aanpassen van het peilbeheer in het IJsselmeer worden op het ogenblik bij Rijkswaterstaat bestudeerd.

Een ander onderwerp van studie is de mogelijke gedeeltelijke terugkeer van het brakke overgangsgebied rond de Afsluitdijk, met als randvoorwaarden veiligheid en drinkwaterwinning. Afhankelijk van de gekozen vormgeving zullen hierdoor wel-

Bemonsteringsdatum	juli 32	sept 32	mrt 33	okt 33	juni 34	mei 35	juni 36	juni 37	juni 38	juli 39	aug 43
Aantal monsterpunten	17	15	21	13	16	12	17	15	17	16	10
Zoutwatermollusken											
Nonnetje (<i>Macoma balthica</i>)	53	47	24	15	13	0	0	0	0	0	0
Kokkel (<i>Cerastoderma edule/glaucum</i>)	76	67	57	54	19	0	0	0	0	0	0
Strandgaper (<i>Mya arenaria</i>)	94	87	62	77	31	0	0	0	0	0	0
Mossel (<i>Mytilus edulis</i>)	18	40	5	0	6	0	0	0	0	0	0
Opgezwollen brakwaterhoren (<i>Hydrobia ventrosa</i>)	35	20	24	15	0	0	0	0	0	0	0
Wadslakje (<i>Hydrobia ulvae</i>)	6	20	5	0	0	0	0	0	0	0	0
Zoetwatermollusken											
erwtmosselen (<i>Pisididae</i>)	0	0	0	0	0	0	0	7	12	19	90
zwanemosselen (<i>Anodontidae</i>)	0	0	0	0	0	0	0	7	0	13	50
Jenkin's waterhoren (<i>Potamopyrgus antipodarum</i>)	0	0	0	0	0	0	6	7	12	19	50
Driehoeksmossel (<i>Dreissena polymorpha</i>)	0	0	0	0	0	0	18	33	65	75	60

Tabel 1. Voorkomen van zout- en zoetwatermollusken in de jaren na de afsluiting van de Zuiderzee (28 mei 1932), uitgedrukt als percentages van de monsterpunten waarop de soorten aanwezig waren. De kolonisatie door zoete soorten vond pas plaats, nadat de zoute soorten waren verdwenen (naar van Benthem Jutting in De Beaufort, 1954).

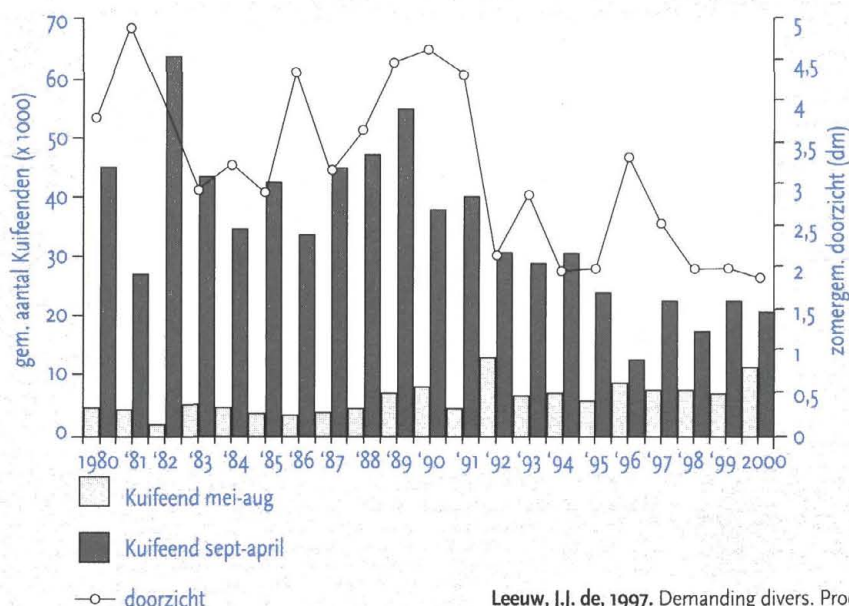


Fig. 5. Afname van het aantal Kuifeenden en van het doorzicht in het Markermeer; waarschijnlijk twee effecten van een afname van de dichtheid van Driehoeksmosselen.

licht niet alleen de mogelijkheden voor trekvis verbeteren, maar neemt ook de ruimtelijke variatie aan de gemeenschappen van ongewervelden toe. In eerste instantie zullen de algemene, zouttolerante soorten, als Aasgarnaal en Brakwaterpoliep, reageren. In de overgangszone ontmoeten ze dan waarschijnlijk zoetwater soorten, zoals de slijkgarnaal *Corophium volutator*, die vroeger samen met *C. lacustre* wijd verspreid was in de Zuiderzee (de Beaufort, 1954) en die nu nog algemeen is in de Waddenzee. Extra kansen zijn er als bijv. ook de seizoensgebonden trek van krabben en garnalen terugkeert. Recente vangsten van o.a. Gewone garnalen in het noordelijke deel van het IJsselmeer (Wiegerinck et al., 1997) geven aan dat dit niet onrealistisch is.

LITERATUUR

- Beaufort, L.F. de (red.), 1954. Veranderingen in de flora en fauna van de Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de afsluiting in 1932. De Boer, Den Helder.
- Ente, P.J., 1984. De aard van de bovenste 5 cm van de IJsselmeer- en Ketelmeerbodem in het bijzonder m.b.t. de gehalten aan cadmium, kwik, lood en fosfaat. Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, rapport 233, Lelystad.
- Hammen, H. van der, 1992. De macrofauna van Noord-Holland. Provincie Noord-Holland, Dienst Ruimte en Groen, Haarlem.

Leeuw, J.J. de, 1997. Demanding divers. Proefschrift, Rijkswaterstaat Dir. IJsselmeergebied, Van Zee tot Land 61, Lelystad.

Leeuw, J.J. de & M.R. van Eerden, 1995. Duikeenden in het IJsselmeergebied. Herkomst, populatie-structuur, biometrie, rui, conditie en voedselkeuze. Rijkswaterstaat Dir. IJsselmeergebied, Flevovericht 373, Lelystad.

Leeuw, J.J. de & R. Noordhuis, 1991. Predatie van Driehoeksmosselen door watervogels. RIZA rapport 91.050, Lelystad.

Meijer, M.-L., E. Lammens, M. van den Berg, W. Joesse, R. Noordhuis & R. Portielje, 2000. Voortgangrapportage Veluwevandenmeren 1999. Rijkswaterstaat Dir. IJsselmeergebied, rapport 2000.145X, Lelystad.

Noordhuis, R., 1997. Macrofauna. In: R. Noordhuis (red.), Biologische monitoring zoete rijkswateren: Watersysteemrapportage Randmeren. RIZA rapport 95.003: 57-66, Lelystad.

Noordhuis, R. (red.), 2000. Biologische monitoring zoete rijkswateren: Watersysteemrapportage IJsselmeer en Markermeer. RIZA rapport 2000.050: 111-120, Lelystad.

Noordhuis, R., H.H. Reeders & E.C.L. Martein, 1994. Inzet van Driehoeksmosselen bij biologisch waterbeheer; resultaten van veldexperimenten. H₂O 27: 150-155, 160.

Pinkster, S., M. Scheepmaker, D. Platvoet & N. Broodbakker, 1992. Drastic changes in the amphipod fauna (Crustacea) of Dutch inland waters during the last 25 years. Bijdragen tot de dierkunde 61: 193-204.

Reeders, H.H., A. bij de Vaate & F.J. 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.

Urk, G. van & F.C.M. Kerkum, 1986. Misvormingen bij Muggelarven uit Nederlandse oppervlaktewateren. H₂O 26: 624-627.

Vaate, A. bij de & M. Greijdanus-Klaas, 1994. Macrofauna. In: K.H. Prins, M. Klinge, M. Ligtoet & J. de

Jonge (red.), Biologische monitoring zoete rijkswateren: watersysteemrapportage IJsselmeer en Markermeer 1992: 41-46, Lelystad.

Wiegerinck, J.A.M., W.G. Cazemier & H.J. Westerink, 1997. Biologische monitoring zoete rijkswateren. Samenstelling van de visstand in 1996 op basis van vangsten met fuiken. RIVO-DLO rapport Co34/97, IJmuiden.

SUMMARY

Macroinvertebrates in the Lake IJsselmeer area

In the shallow lakes in the Lake IJsselmeer area macroinvertebrates play a very prominent role. Five different communities are recognized: 1) between aquatic and emergent vegetation, 2) on stone embankments along the shores, 3) on and in barren lake bottoms, 4) in Zebra mussel banks and 5) in the water column. The first community is underrepresented to the benefit of the second, as a result of the artificial shores along most of the lakes. In the water column the crustacean *Neomysis integer* is about the only macroinvertebrate more or less included in the pelagic community. More important are the benthic communities (3 and 4). As a result of the large surface area of these lakes in relation to their volume and of the rather poor development of land-water transition zones, these communities have a large share in biomass and diversity within these ecosystems. The most visible elements of benthic fauna are the chironomids, of which dense swarms of adults emerge from the water every spring. Species composition on the bottom is largely determined by the presence of Zebra mussels. In a mussel bank all kinds of microhabitats are provided, supporting a community that has a number of species in common with the stone embankments as well as barren sediments, but also species confined to this complex. Zebra mussels are filterfeeders that feed on phytoplankton, and due to their high densities, this has a considerable positive effect on transparency. In Lake Markermeer a strong decrease in mussel densities during the 1990s coincided with a decrease in average summer transparency. In the southern borderlakes a strong increase in mussel densities recently resulted in the highest values of transparency ever recorded. The diversity of macroinvertebrate communities may be enhanced by improving the land-water transition zone, for instance by more natural water level fluctuations, and also by (partly) restoring the brackish transition zone between Lake IJsselmeer and the Wadden Sea. Both of these items are now under study.

Drs. R. Noordhuis
RIZA
Postbus 17
8200 AA Lelystad
email: R.Noordhuis@riza.rws.minvenw.nl