

# Quaggamossels en hun dominantie in de Sloterplas

J.M. Stroom

**Datum**

26 april 2016



Korte Ouderkerkerdijk 7  
Amsterdam  
Postbus 94370  
1090 GJ Amsterdam  
T 0900 93 94 (lokaal tarief)  
F 020 608 39 00  
KvK 41216593

[www.waternet.nl](http://www.waternet.nl)

## Colofon

---

### Opdrachtgever

Bedrijf	Waternet
Sector	Watersysteem
Afdeling	Planvorming & Realisatie
Projectleider	Elina Bekking
Projectnummer	00.9298

---

### Opdrachtnemer

Sector	TOP
Afdeling	Onderzoek en Advies
Projectleider	Jasper Stroom

---

### Rapport

Rapporteur	Jasper Stroom
Kwaliteitsborger	Gerard ter Heerdt
Versie	26 april 2016 (definitief)
Rapportnummer	16.035439
Trefwoorden	Sloterplas; waterkwaliteit; aquatische ecologie; blauwalgen; cyanobacteriën; Dreissena rostriformis bugensis; quaggamossel; Dreissena polymorpha; zebromossel; driehoeksmossel; dichtheid; biovolume; biomassa; lengteverdeling; diepteklasse; literatuurstudie; Kaderrichtlijn Water (KRW); Zwemwaterrichtlijn (ZWR); watersysteemherstel; maatregelen; alternatieve stabiele toestand; innovatie; quaggafilter; biofilter

---

## Samenvatting

*De informatie uit dit rapport is gebruikt in de watersysteemanalyse van de Sloterplas: "Sloterplas: Systeemanalyse, blauwalgbestrijding en maatregelen KRW", bestaande uit een hoofdrapport (Stroom 2016a) en een achtergrondrapport (Stroom 2016b).*

De Sloterplas voldoet niet aan de ecologische normen voor de Kaderrichtlijn Water (KRW). Vanaf 2012 is het water wel veel helderder geworden en de blauwalgnormen voor de Zwemwaterrichtlijn (ZWR) werden in 2012-2015 minder vaak overschreden. Rond diezelfde periode is in de plas een grote hoeveelheid invasieve quaggamossels verschenen. Deze mossels filteren het water.

### Doelstellingen

De doelstellingen van dit rapport zijn om voor de Sloterplas:

1. kwantitatief te onderbouwen dat de quaggamossels de systeemomslag van troebel blauwalgwater naar veel helderder water hebben veroorzaakt
2. een prognose te geven van de ontwikkeling van de invloed van de quaggamossels op de aquatische ecologie
3. aanbevelingen te doen voor potentiële maatregelen die gebruikmaken van de mossels.

Dit rapport is gebaseerd op een literatuuronderzoek en op onderzoek naar de populatiegrootte en -samenstelling van de mossels in de Sloterplas.

### Resultaten

1. In de Sloterplas was (juni 2015) de helft van het plasoppervlak op de bodem bedekt met gemiddeld 5500 /m<sup>2</sup> quaggamossels. Ze lagen aan de randen van de plas tot 12.5 m diepte. Deze dichtheden kunnen in 4-10 dagen het plasvolume filteren. Om blauwalgenbloeien te voorkomen is een verblijftijd van ongeveer 10 dagen nodig. Dat maakt het zeer aannemelijk dat het heldere water is veroorzaakt door de quaggamossels, temeer daar de zeer hoge nutriëntenbelasting op de plas niet is verminderd.
2. Het vergt onderzoek om een goede prognose te kunnen geven van de ontwikkeling van de quaggapopulatie en van de te verwachten waterkwaliteit en aquatische ecologie op de langere termijn. Dit onderzoek is ook nodig om de potentiële KRW- en ZWR-maatregelen die gebruikmaken van quaggamossels (zie onder 3) nader te kunnen uitwerken. Aanbevolen wordt dit onderzoek uit te voeren. Belangrijke aspecten hierbij zijn de predatiedruk op de quaggamossels door watervogels en vissen en de graasdruk van de quaggamossels op (blauw)algen. Deze graasdruk is onder andere gerelateerd aan voedselselectie door de mossels, verticale migratie van blauwalgen, overwintering op het sediment van blauwalgen en stikstoflimitatie. Het midden van de plas, waar geen graasdruk van quaggamossels is, kan als kraamkamer voor (blauw)algen fungeren. Een onderzoeksvraag is dan ook in hoeverre de quaggamossels aan de randen van de plas de algenproductie in deze kraamkamer teniet kunnen doen. Wat betreft de ontwikkeling van onderwaterplanten is het van belang te onderzoeken of een dichte mosselbedekking op het sediment de kieming en ontwikkeling van waterplanten kan belemmeren.

3. Aanbevolen wordt om als KRW-onderzoeksmaatregel in te zetten op het vergroten van de invloed van de quaggamossels. Dit kan door het uitbreiden van de hoeveelheid ondiep substraat (bijvoorbeeld aan drijvers), vooral boven de diepe delen in het midden van de plas.

Aanbevolen wordt om als ZWR-onderzoeksmaatregel in te zetten op een "quaggafilter" bij de zwemwaterlocatie Varkensbaai, bestaande uit aan drijvers hangende netten met quaggamossels. Dit kan het zwemstrand extra bescherming bieden tegen horizontaal (door wind gedreven) transport van blauwalgen en tegen lokale productie van blauwalgen.

# Inhoud

	<b>Samenvatting</b>	<b>3</b>
<b>1</b>	<b>Inleiding</b>	<b>7</b>
1.1	Aanleiding	7
1.2	Doel	7
1.3	Methode	8
<b>2</b>	<b>Algemene ecologie van <i>Dreissena's</i></b>	<b>9</b>
2.1	Wat is een <i>Dreissena</i> ?	9
2.2	Levenscyclus	9
<b>3</b>	<b>Zebra- versus quaggamossels</b>	<b>11</b>
<b>4</b>	<b>Dichtheden</b>	<b>13</b>
4.1	Diepe meren	13
4.2	Ondiepe meren	14
<b>5</b>	<b>Verspreiding van quaggamossels</b>	<b>15</b>
5.1	In West-Europa	15
5.2	Verticale verspreiding in meren	16
<b>6</b>	<b>Filtratiecapaciteit</b>	<b>18</b>
<b>7</b>	<b>Graas op blauwalgen</b>	<b>20</b>
7.1	Voedselvoorkeuren	20
7.1.1	Microcystis	20
7.1.2	Overige blauwalgen	21
7.2	Transportprocessen	21
7.3	Overwinteren	22
<b>8</b>	<b>Invloed van <i>Dreissena's</i> op waterkwaliteit en aquatische ecologie</b>	<b>23</b>
8.1	Invloed op nutriënten	23
8.2	Invloed op aquatische ecologie	23
8.3	Diep versus ondiep	25
<b>9</b>	<b>Predatie en parasieten</b>	<b>26</b>
9.1	Parasieten	26
9.2	Kreeftachtigen	27
9.3	Vis	27
9.4	Watervogels	28
<b>10</b>	<b>Sloterplas: Populatie <i>Dreissena's</i></b>	<b>29</b>
10.1	Populatie vóór 2015	29
10.2	Populatie in 2015	29
10.2.1	Inleiding	29
10.2.2	Methode	30
10.2.3	Aangetroffen mossels	31

10.2.4	Visuele waarnemingen (o.a. onderwaterdrone)	32
10.2.5	Dichtheden	32
10.2.6	Lengteverdeling	33
10.2.7	Biovolume	33
10.2.8	Biomassa	34
<b>11</b>	<b>Sloterplas: Filtratiecapaciteit van de populatie</b>	<b>35</b>
11.1	Methode	35
11.2	Benodigde filtratiecapaciteit	35
11.3	Aanwezige filtratiecapaciteit	36
<b>12</b>	<b>Sloterplas: Predatie op <i>Dreissena's</i></b>	<b>37</b>
12.1	Methode	37
12.2	Vis	37
12.3	Watervogels	38
<b>13</b>	<b>Conclusie en discussie</b>	<b>39</b>
13.1	Quaggapopulatie, filtratiecapaciteit en waterkwaliteit	39
13.2	Predatie	39
13.3	Stikstof, quaggamossels en blauwalgen	40
13.4	Een alternatieve stabiele toestand?	41
13.5	Prognose 2016 en verder	41
<b>14</b>	<b>Maatregelen</b>	<b>44</b>
14.1	KRW: Versterking van de quaggapopulatie	44
14.2	ZWR: Quaggafilter	44
<b>15</b>	<b>Aanbevelingen</b>	<b>46</b>
15.1	KRW: Voor een betere prognose en onderbouwing maatregelen	46
15.2	ZWR: Voor de Varkensbaai	47
	<b>Referenties</b>	<b>48</b>
	<b>Bijlagen</b>	<b>60</b>
Bijlage A	Effecten van <i>Dreissena's</i> op de waterkwaliteit	61
Bijlage B	Zwartbekgrondels	62
Bijlage C	Potentiële predatoren <i>Dreissena's</i>	63
Bijlage D	Mosselmonitoring diepteklassen	66
Bijlage E	Mosselmonitoring histogram diepten	67
Bijlage F	Lengteklasseverdeling quaggamossels vol en leeg	68
Bijlage G	NDFF data predatoren	69

# 1 Inleiding

*De informatie uit dit rapport is gebruikt in de watersysteemanalyse van de Sloterplas: "Sloterplas: Systeemanalyse, blauwalgbestrijding en maatregelen KRW", bestaande uit een Hoofdrapport (Stroom 2016a) en een Achtergrondrapport (Stroom 2016b).*

## 1.1 Aanleiding

De Sloterplas voldoet niet aan de ecologische normen voor de Kaderrichtlijn Water (KRW). In een tijdsbestek van één jaar is wel een grote waterkwaliteitsverbetering is opgetreden: het water is van 2012 tot en met 2015 veel helderder geworden, er kwamen waterplanten op en de vispopulatie werd evenwichtiger. Ook de blauwalgnormen voor de Zwemwaterrichtlijn (ZWR) werden minder vaak overschreden. Bovendien waren de overschrijdingen in die periode minder groot dan voorheen het geval was (Stroom 2016a).

De verbetering lijkt te zijn veroorzaakt door quaggamossels. Deze invasieve exoot is nauw verwant aan de zebramosseel oftewel driehoeksmosseel, beide behorend tot het geslacht *Dreissena*. Deze mossels zijn waterfilteraars en kunnen daardoor het water helderder maken.

Om in te schatten of de veranderingen in de plas tijdelijk of blijvend zijn en om waterkwaliteitsverbeterende maatregelen voor de KRW en de ZWR te kunnen definiëren, is het van belang om meer te weten van de invloed van de quagga's op de aquatische ecologie in de plas.

Belangrijk hierbij is dat realistische maatregelen om deze invasieve exoot uit de Sloterplas te krijgen niet voorhanden zijn (Aldridge 2013; Sousa et al. 2014). In dit rapport wordt de aanwezigheid van de quaggamosseel geaccepteerd als een gegeven met een aantal positieve effecten op de waterkwaliteit. Dat wil niet zeggen dat wordt geadviseerd quaggamossels in andere watersystemen actief te introduceren.

## 1.2 Doel

De doelstellingen van dit rapport zijn om voor de Sloterplas:

1. kwantitatief te onderbouwen dat de quaggamossels de systeemomslag van troebel blauwalgwater naar veel helderder water hebben veroorzaakt
2. een prognose te geven van de ontwikkeling van de invloed van de quaggamossels op de aquatische ecologie
3. aanbevelingen te doen voor potentiële maatregelen die gebruikmaken van de mossels.

Hiervoor is het nodig kennis op te doen van de ecologie van de quaggamosseel.

### 1.3 Methode

Om de ecologie van de invasieve uitheemse quaggamossel te begrijpen is een literatuuronderzoek uitgevoerd. De zebromossel en quaggamossel lijken veel op elkaar, maar naar quaggamossels is veel minder onderzoek uitgevoerd dan naar zebromossels. Vandaar dat in dit rapport verwezen wordt naar zowel *Dreissena's*, zebromossels als quaggamossels, afhankelijk van de gebruikte literatuur.

Er is een kennisoverzicht gemaakt over *Dreissena's* met zoveel mogelijk de nadruk op quaggamossels in diepe plassen (hoofdstuk 2-5). Verder is ingegaan op de filtratiecapaciteit (6), op de graas op blauwalgen (7), op de invloed op het aquatische ecosysteem (8) en op de predatie door vogels en vis (9).

Voor de Sloterplas is, in verschillende diepteklassen, de populatieopbouw van *Dreissena's* bepaald door een groot aantal monsters (10) te nemen. Bovendien zijn beelden gemaakt met een onderwaterdrone (10.2.4). De mossels zijn geanalyseerd en uitgedrukt in dichtheden (10.2.5), lengteverdeling (10.2.6), biovolumeverdeling (10.2.7) en biomassaverdeling (10.2.8). Met deze gegevens kan ook een indruk worden verkregen van de fitheid van de mossels.

Op basis van een eenvoudig model, gebaseerd op groeisnelheden van blauwalgen, is de benodigde filtratiecapaciteit berekend om blauwalgenbloeien te voorkomen (11.2). Met kengetallen uit de literatuur van de filtratiecapaciteit en de actuele lengteklasseverdeling in de plas, is berekend hoeveel water door de quaggamossels kan worden gefiltreerd en welke verblijftijd dat oplevert (11.3). Op basis van de aanwezige predatoren van *Dreissena's* is ingeschat hoe groot de invloed kan zijn van predatie op de *Dreissenapopulatie* (12).

De gevonden resultaten leiden tot conclusies en discussie (13). Deze gaan over de effectiviteit van de aanwezigheid van quaggamossels op de helderheid van de plas, over de fitheid van de populatie en over de huidige en te verwachten invloed van de mossels op de aquatische ecologie in de plas. Op basis daarvan zijn waterkwaliteitsverbeterende maatregelen voorgesteld waarbij gebruik wordt gemaakt van de quaggamossels (14). Om deze maatregelen te kunnen uitwerken en te kunnen valideren op effectiviteit zijn aanbevelingen voor onderzoek gedaan (15).



## 2 Algemene ecologie van *Dreissena's*

### 2.1 Wat is een *Dreissena*?

*Dreissena's* zijn tweekleppige weekdieren. Hiertoe behoren onder andere de zebramosseel (oftewel driehoeksmosseel (*Dreissena polymorpha*) en de quaggamosseel (*Dreissena rostriformis*, *Dreissena rostriformis bugensis*, of *Dreissena bugensis*)<sup>1</sup>.

*Dreissena's* zijn waterfilteraars (*filterfeeders*) en ontdoen het water op die manier van seston<sup>2</sup>. De belangrijkste voedselbron zijn algen naast andere voedselrijke organische deeltjes zoals bacteriën, klein zoöplankton en detritus<sup>3</sup> (Le et al. 2011). Ze gaan daarbij selectief te werk: deeltjes die ze niet kunnen verteren worden direct uitgescheiden (als pseudofeces) (Reeders and bij de Vaate 1990).

Ze hebben een vast substraat nodig om zich aan te kunnen hechten, zoals zand, klei, steen, hout, andere mossels of waterplanten (Garton et al. 2013). Bovendien hebben ze zuurstof nodig om te kunnen overleven. Daardoor vormen slibbige bodems voor mossels een ongeschikte habitat: ze zijn te slap en/of te vaak zuurstofloos.

### 2.2 Levenscyclus

Zebramosseels kunnen groeien vanaf 3 °C, waarbij de groeisnelheid bij hogere temperaturen (vanaf 15 °C) oploopt tot maximaal 3 mm/maand schelpenlengte (Smit et al. 1992; Cope 2006). Cope (2006) berekende een gemiddelde groei van 3.5 mm/maand van eerstejaars zebramosseels in mei tot november. Twee jaar oud zijn ze ongeveer 14 mm lang (Fenske et al. 2013). Vanaf 3-11 maanden (Karatayev et al. 2015) of ongeveer 8 mm lengte zijn ze geslachtsrijp en neemt de groei af (Smit et al. 1992; Araujo et al. 2010). Deze generatie mossels doet het

<sup>1</sup> Over de naamgeving is verwarring mogelijk. Veruit de meeste, ook zeer recente, literatuur gaat uit van quaggamosseel zijnde *Dreissena rostriformis bugensis* oftewel *Dreissena bugensis*. De kleinere zoutwatermosseel *Dreissena rostriformis* wordt als een aparte soort beschouwd, zoals beschreven door Rosenberg and Ludyanskiy (1994). Op basis van genetisch onderzoek echter wordt gesteld dat de juiste naamgeving van de quaggamosseel *Dreissena rostriformis* moet zijn (Stepien et al. 2013). Daarmee zouden de namen *Dreissena rostriformis bugensis* en *Dreissena bugensis* komen te vervallen.

<sup>2</sup> Seston is een verzamelterm voor kleine zwevende deeltjes in oppervlaktwater, zoals plankton, bacteriën en overige organische en anorganische deeltjes.

<sup>3</sup> Detritus is dood organisch materiaal zoals dode algen.



Figuur 2-1. Taxonomische indeling van de quaggamosseel. Bron: Wikipedia.

volgende seizoen mee aan de verdere populatieopbouw door geslachtscellen in het water te brengen. Zo worden per vrouwelijk individu een miljoen eicellen per voortplantingscyclus uitgescheiden (Matthews et al. 2012). Na bevruchting in het water worden diverse planktonische larvale stadia doorlopen. Na ongeveer een maand (MacIsaac et al. 1992) of 10-35 dagen (Czarnołęski and Müller 2013) hecht het mosselbroed zich aan substraat (de broedval).

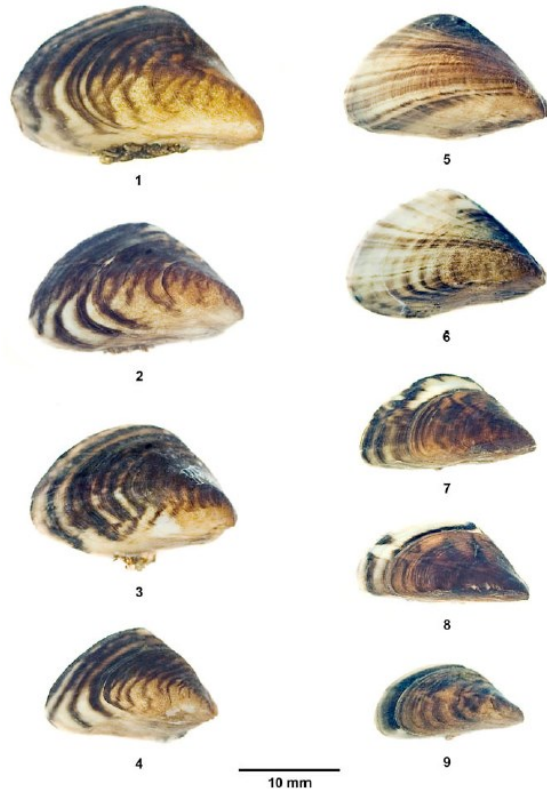
De periode van voortplanting door *Dreissena's* lijkt te kunnen variëren. Waarschijnlijk is een watertemperatuur >10 °C (varieert per studie) een voorwaarde. Het uitscheiden van de mannelijke en vrouwelijke geslachtscellen kan al dan niet gesynchroniseerd verlopen en komt tweemaal per jaar voor (in het voorjaar en de nazomer). Maar ook is in verschillende studies een vrijwel continue voortplanting van april tot en met september aangetoond (Araujo et al. 2010; de Hoop et al. 2015). In de winter neemt de activiteit van *Dreissena's* af. De groei is dan minimaal en ook de filtratiesnelheid neemt af (hoofdstuk 6). De levensverwachting van een quaggamossel is waarschijnlijk 2-4 jaar (Matthews et al. 2012) en die van een zebromossel 2-3 jaar (Colomer et al. 2014), maar misschien is de levensverwachting ook (veel) hoger (Matthews et al. 2012; Colomer et al. 2014).

### 3 Zebra- versus quaggamossels

Zebromossels lijken sterk op quaggamossels. Naar zebromossels is echter veel meer onderzoek gedaan dan naar quaggamossels. De quaggamossel is op een aantal aspecten anders dan de zebromossel wat betreft optimaal leefmilieu. De verschillen houden veelal een concurrentievoordeel in voor de quaggamossel (Benson 2010).

Een aantal relevante verschillen tussen de quagga- en de zebromossel zijn:

1. De quaggamossel groeit over het algemeen sneller dan de zebromossel. Aangetoond is een -1.8 tot +19 maal hogere groeisnelheid van quaggamossels (Baldwin et al. 2002). De hogere groeisnelheid zorgt ervoor dat quagga's korter als prooi beschikbaar zijn voor predatoren.
2. De zebromossel groeit dan wel minder hard, maar stopt meer energie in het produceren van veel geslachtscellen, waardoor een invasie van zebromossels sneller verloopt dan die van quagga's (Stoeckmann 2003). Zie ook 5.1.
3. Bij voedselarme condities heeft de quaggamossel langer een positieve groeisnelheid, terwijl de zebromossel onder deze omstandigheden biomassa verliest. Indicatief: rond 1 µg/l chlorofyl-a is voor quagga's nog een positieve groeisnelheid mogelijk (Baldwin et al. 2002), maar nader literatuuronderzoek hierover is niet uitgevoerd. Het minimale voedselaanbod zal afhangen van het soort voedsel. Bovendien heeft een diepe plas geen verticaal uniforme fytoplanktonverdeling. Zie ook 13.5.
4. Bij voedselarme condities heeft de quaggamossel voor predatoren per individu een lagere voedingswaarde dan de zebromossel, waardoor de quaggamossel minder geschikt is als prooi (Noordhuis et al. 2014).
5. Een suggestie van Zhulidov et al. (2006) is dat de quaggamossel preferent wordt gepredeerd ten opzichte van de zebromossel vanwege hun dunnere, kwetsbare schelp.
6. De quaggamossel kan in hogere dichtheden voorkomen, zeker op locaties die voor de zebromossel minder geschikt zijn, bijvoorbeeld bij de bovengenoemde voedselarme condities (Nalepa et al. 2010; Nalepa 2010; Karatayev et al. 2013; Therriault et al. 2013). Zie hoofdstuk 4 voor dichtheden van quagga- en zebromossels uit literatuur.



Quaggamossels (1-6) en zebromossels (7-9). Uit: Van der Velde (2007).

7. De quaggamossel heeft een lagere temperatuurgrens voor reproductie dan de zebramossel. Bij 4.8 °C worden nog geslachtscellen geloosd (Roe and MacIsaac 1997). Stoeckman (2003) concludeert ook, op basis van onder andere dit onderzoek, dat de quaggamossel zich in kouder water nog kan reproduceren. Dus, de quaggamossel kan zich voortplanten in kouder water, eerder in het seizoen en gedurende een langere periode per jaar (Nalepa 2010).
8. De quaggamossel heeft bij hogere temperaturen een hogere filtratiecapaciteit dan de zebramossel (Diggins 2001).
9. De quaggamossel heeft waarschijnlijk een hogere tolerantie voor lage zuurstofconcentraties. De quagga overleeft nog bij 1.5 mg/l. Die grens ligt bij de zebramossel op 3 mg/l (McMahon 1996; Fagan 2011; Aldridge 2013). Dit zal op grotere diepten en op zuurstofvragend substraat (slib) een voordeel zijn.
10. Quaggamossels zijn morfologisch beter aangepast tegen wegzakken in slib (Nalepa 2010). Quaggamossels kunnen bovendien uitgerust zijn met een langere sifon, waardoor verstopping van het filterapparaat bij wegzakken in het slib minder snel zal voorkomen (Claxton et al. 1998; Nalepa 2010). Dat maakt de quaggamossel minder afhankelijk van hard substraat dan de zebramossel (Nalepa 2010).

Noot bij item 3 is dat regelmatig wordt vermeld dat oligotrofiëring (de afname van nutriëntenbelasting) een belangrijke factor kan zijn in het huidige invasieve succes van de quagga (Baldwin et al. 2002; Ricciardi and Whoriskey 2004; Orlova et al. 2005; Zhulidov et al. 2010; Lewandowski and Stanczykowska 2013; Matthews et al. 2014). Dit is niet het geval in de Sloterplas. Deze is altijd hoog belast geweest en daarin is sinds decennia niets wezenlijks veranderd (Stroom 2016a). Het lijkt wel logisch dat als ergens een zebramosselpopulatie aanwezig is die het water steeds helderder (en dus voor mossels voedselarmer) maakt, een invasieve quaggamossel vervolgens daarvan profiteert door de zebramossel te verdringen.

De verwachting is dat een quagga-invasie, hoewel langzamer, duurzamer is dan die van de zebramossel (Garton et al. 2013; Karatayev et al. 2013). Bovendien kan de quaggamossel vooral op grotere diepte domineren. Dit is verder uitgewerkt in hoofdstuk 5.

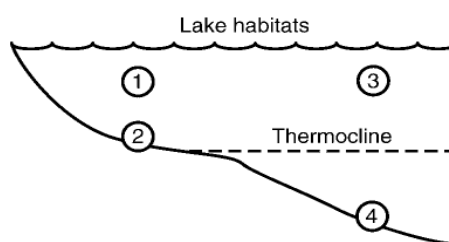
## 4 Dichtheden

Quaggamossels zijn, vanwege een aantal aspecten die in hoofdstuk 3 zijn genoemd, beter in staat een grote populatie op te bouwen dan zebromossels (Karatayev et al. 2013; Therriault et al. 2013). Ter indicatie: als het oppervlak van een mossel 1 cm<sup>2</sup> is, dan bestaat een 100% bedekking met 1 laag mossels uit 10.000 exemplaren/m<sup>2</sup>.

Belangrijk is dat in de gebruikte literatuur vaak niet te achterhalen is of de genoemde dichtheden betrekking hebben op de met mossels bedekte oppervlakte, of dat het de gemiddelde dichtheden zijn voor de gehele plasoppervlakte (dus inclusief de delen waar geen mossels liggen).

### 4.1 Diepe meren

In Lake Michigan heeft de quaggamossel in 12 jaar tijd een vertweehonderdvoudiging teweeggebracht van de *Dreissena*-biomassa. De zebromossel is daar volledig verdrongen. In 1-4 jaar is de mosselpopulatie aangepast van 0% tot 100% quagga's (Nalepa et al. 2010). In 2000 was het meer nog grotendeels onbezet met als *hoogste* dichtheid 100 /m<sup>2</sup>, in 2005 lag vrijwel het hele meer vol met als *laagste* dichtheid 100 /m<sup>2</sup>, oplopend tot 100.000 /m<sup>2</sup> (Fahnenstiel et al. 2010; Nalepa 2010).



Figuur 4-1. 1: Littorale zone, 2: littoraal sediment, 3: pelagische zone, 4: profundaal sediment. Uit Higgins en Vander Zanden (2010).

Karatayev et al. (2014, Fig. 2) geeft op basis van populatiemetingen (in Noord-Amerikaanse en Wit-Russische meren en een Russisch reservoir) gemiddelde *Dreissenadichtheden*. Deze zijn gerelateerd aan het aantal jaren aanwezigheid van de mossels in de plas. Voor quagga (zie ook Figuur 4-1):

- < 9 jaar: 1.500 /m<sup>2</sup> (littoraal, n=6) en 1.000 /m<sup>2</sup> (profundaal, n=5)
- > 9 jaar: 10.000 /m<sup>2</sup> (littoraal, n=4) en 7.500 /m<sup>2</sup> (profundaal, n=3).

In de situatie > 9 jaar is nergens (n=7) een noemenswaardige zebromosselpopulatie aanwezig. In de situatie < 9 jaar zijn er meer zebra- dan quaggamossels, maar alleen in het littoraal (2.600, n=6).

In meren met alleen zebromossel (5-85 jaar gekoloniseerd), wordt 1.500 /m<sup>2</sup> (littoraal, n=9) en <100 /m<sup>2</sup> (profundaal, n=8) gevonden.

De dichtheden van zebromossels in 24 diepe Poolse meren bedroegen in 22 meren in 50 jaar maximaal 3600/m<sup>2</sup> (op het met mossels bedekte areaal). De overige twee meren hadden wel hoge dichtheden: maximaal 6.000 /m<sup>2</sup> en 45.000 /m<sup>2</sup> (Lewandowski and Stanczykowska 2013).

## 4.2 Ondiepe meren

Bij de Vaate and Jansen (2012) geven voor het IJsselmeer, op basis van biovolumes, bedekkingen weer: 20 (laag) – 500 (hoog) ml/m<sup>2</sup>. In de Randmeren variëren in 2013 de dichtheden van *Dreissena*'s tussen ongeveer 2.500 /m<sup>2</sup> (Eemmeer, vooral quagga), 3.500 /m<sup>2</sup> (Veluwemeer, *Dreissena* totaal) en 7.200 /m<sup>2</sup> (Wolderwijd, *Dreissena* totaal) (Noordhuis et al. 2015).

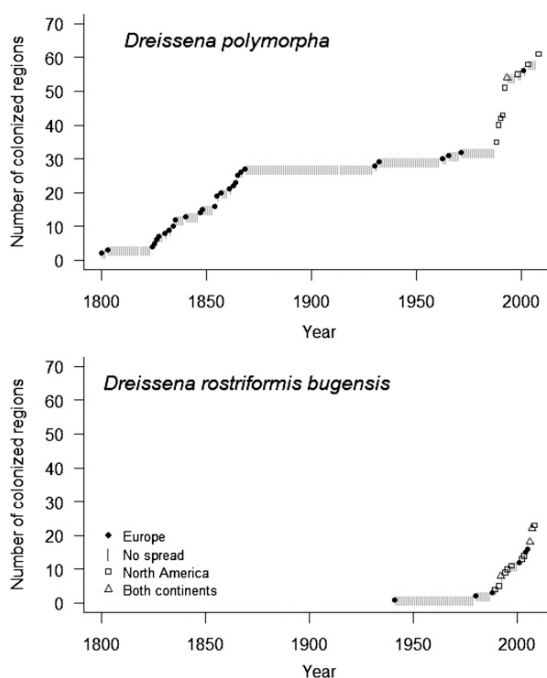
## 5 Verspreiding van quaggamossels

### 5.1 In West-Europa

Zowel de zebramosseel als de quaggamosseel komt uit de Ponto-Kaspische regio. In West-Europa komt de zebramosseel voor sinds het begin van de 19<sup>de</sup> eeuw (Figuur 5-1) en hij is in Nederland voor het eerst in 1827 aangetroffen in Rotterdam (Mackie et al. 1989). De quaggamosseel is in West-Europa pas voor het eerst in 2006 in het Hollandsch Diep gevonden (Molloy et al. 2007). Gezien de leeftijd van die mossels wordt aangenomen dat de quagga in 2004 of eerder in Nederland is gearriveerd. Vervolgens is de verspreiding heel snel gegaan: in 2007 is de quaggamosseel op veel locaties in Nederland gesignaleerd, waaronder in Amsterdam, in het IJmeer, in het IJsselmeer (AT5 2013; Matthews et al. 2014) en in 2008 in de Randmeren (Noordhuis et al. 2015). Inmiddels komt de quaggamosseel voor in vrijwel heel Nederland (Matthews et al. 2012; Matthews et al. 2014).

De groeisnelheid van de quagga is dan wel hoger, de expansiesnelheid is veel lager dan die van de zebramosseel (zie ook hoofdstuk 3). Voor de zebramosseel wordt de hoogste biomassa 2.5 jaar na de introductie bereikt (n=13). Voor de quaggamosseel is dit 12.2 jaar (n=9) (Karatayev et al. 2011).

Het invasieve karakter van de soort blijkt uit het feit dat wereldwijd op vrijwel alle locaties vanaf drie jaar ná de eerste waarneming het aandeel quagga (ten opzichte van quagga + zebra) groter is dan 60% (Matthews et al. 2014). De zebramosseel wordt veelal verdrongen (Wilson et al. 2006b), maar na een invasieve opkomst kan de relatieve abundantie van de quaggamossels ten opzichte van de zebramosseels toch afnemen (Zhulidov et al. 2006). Dit is bijvoorbeeld het geval rond de rivieren de Dnjepr, de Don en de Wolga (in het oorspronkelijke leefgebied met rivieren en reservoirs). De hoeveelheid quagga's is daar wel sterk toegenomen, maar er zijn ook gebieden waar de zebramosseel nog steeds, of weer, dominant aanwezig is (Zhulidov et al. 2010).



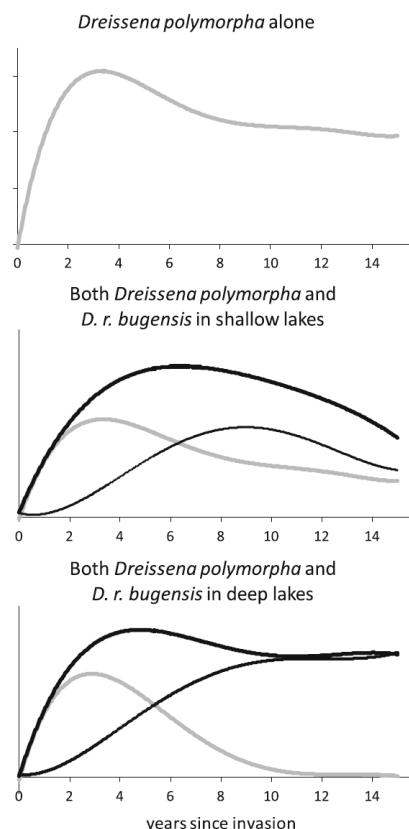
Figuur 5-1. Snelheid van verspreiding van de zebramosseel (boven) en de quaggamosseel (onder) in Europa en Noord-Amerika (Karatayev et al. 2011).

## 5.2 Verticale verspreiding in meren

De aanwezigheid van mosselbanken start over het algemeen vanaf 1-2 meter diepte (Hecky et al. 2004). De quagga komt voor tot op grotere dieptes dan de zebramossel (Nalepa 2010; Therriault et al. 2013).

Figuur 5-2 geeft een model weer dat is gebaseerd op 9 meren waar 9 tot 24 jaar *Dreissena*'s aanwezig zijn. Bij ondiepe wateren wordt co-existentie op de lange termijn (20 jaar) gevonden (n=3). In diepe wateren wordt de zebramossel vrijwel volledig verdrongen (n=6) (Nalepa 2010; Karatayev et al. 2011; Karatayev et al. 2014). In alle gevallen is sprake van de afname van biomassa na het bereiken van de hoogste biomassa. Dit is een normaal verschijnsel na een invasie van een exoot: predatoren en parasieten volgen na de invasie, waardoor de biomassa zal afnemen. In het ecosysteem ontstaat een al dan niet stabiel nieuw evenwicht. In diepe wateren is deze afname echter gering.

Met name de verschillen in tolerantie (zie hoofdstuk 3) voor temperatuur, substraat en zuurstof kunnen verklaren waarom quagga's vooral in diep water sterk kunnen domineren. Quaggamossels kunnen juist in diepe meren een voorheen nog onbedekt areaal innemen, waardoor ze een groter effect kunnen sorteren dan zebramossels. In ondiepe meren kan vooral het (deels) verdringen van de ene soort (zebramossel) door de andere soort (quaggamossel) aan de orde zijn (Karatayev et al. 2014). Aangezien de ecologische effecten van de zebra- en de quaggamossel vergelijkbaar zijn, sorteert verdringing (in ondiep water) een geringer effect dan expansie (naar diep water).



Figuur 5-2. Model van successie van mossels. Boven de zebramossel (grijs), midden de zebramossel samen met de quaggamossel (zwart) in ondiep wateren, onder idem in diepe wateren. In vet zwart de totale biomassa. Uit Karatayev et al. (2014).

In de diepteverdeling zijn veel verschillen gerapporteerd:

- In Polen, in meren (n=3) zonder quaggamossels, zijn op 26-55 m diepte zebramossels aangetroffen en de hoogste dichtheden worden tot 10 m diepte gevonden (Lewandowski and Stanczykowska 2013).
- In Lake Michigan waren zebramossels tot 50 m diepte aanwezig. Maar de quaggamossel heeft daar de zebra's geheel verdrongen (zie H4) en vertoeft ook dieper: tot >90 m (Nalepa et al. 2010).
- In ondiepe littorale zones blijven zebramossels domineren, terwijl ze worden verdrongen in diepe zones (Nalepa 2010; Quinn et al. 2014; Karatayev et al. 2014).



- In een slechts 6 m diep kanaal is een dieptegradiënt waargenomen, waarbij bovenin de zebramosseels domineren en in het midden en nabij het sediment de quagga's dominant zijn (Ricciardi and Whoriskey 2004).

## 6 Filtratiecapaciteit

Zebromossels filtreren seston vanaf 0.7  $\mu\text{m}$  tot minimaal 35  $\mu\text{m}$ , met een rendement van >90% vanaf 4  $\mu\text{m}$  (Sprung and Rose 1988) of 1.5  $\mu\text{m}$  (Jørgensen et al. 1984; Lei et al. 1996). De termen *filtration rate* en *clearance rate* worden beiden gebruikt, uitgedrukt in ml/uur/exemplaar, of ml/uur/mg. De filtratiesnelheid (*filtration rate*) is de hoeveelheid water die wordt gefiltreerd per tijdseenheid, terwijl de verwijderingssnelheid (*clearance rate*) aangeeft hoeveel water volledig wordt ontdaan van seston per tijdseenheid. Veelal wordt uitgegaan van een 100%-efficiëntie in de assimilatie (opnemen en verteren) van seston. Dan is de filtratiesnelheid gelijk aan de verwijderingssnelheid (Ackerman 1999; Elliott et al. 2008).

Volgens Fanslow et al. (1995) onder de 12 °C is de filtratiesnelheid van zebromossels gereduceerd tot nog maar 25% van de capaciteit bij 8 °C. Volgens Reeders en bij de Vaate (1990) neemt de filtratiesnelheid van zebromossels abrupt af beneden 5 °C. Boven de 20 °C neemt de filtratiesnelheid ook af (Reeders and bij de Vaate 1990; Fanslow et al. 1995).

Wat betreft voedselvoorkeuren lijken de zebromossel en de quaggamossel geen relevante verschillen te vertonen (Tang et al. 2014). Wat betreft verwijderingssnelheid is aangetoond dat zebra- en quaggamossels vergelijkbaar presteren, maar ook wordt aangegeven dat over quagga's nog niet voldoende bekend is (Ackerman 1999; Baldwin et al. 2002; Vanderploeg et al. 2010).

De filtratiesnelheden zijn afhankelijk van de grootte en de fitheid van de mossel. Grote mossels filtreren meer dan kleine, maar het filtratieverschil is kleiner dan het lengteverschil. Zebromossels van veertien mm lengte zijn ongeveer twee jaar oud (Fenske et al. 2013). Een mossel van 13 mm schelp lengte bevat een biovolume van ongeveer 0.25 ml (Mandemakers 2013), of 0.18 ml (bij de Vaate and Jansen 2012, tabel 2).

Tabel 6-1. Filtratiecapaciteit zebra- en quaggamossels op basis van schelp lengten

<b>filtratiecap. (ml/u/stuk)</b>	<b>schelp lengte (mm)</b>	<b>opmerking</b>	<b>referentie</b>
60-70	11 mm schelp	quagga, verwijderingssnelheid	Ackerman (1999)
10-407		zebra/quagga	Baldwin et al. (2002)
58-250	9-22 mm schelp	zebra	Horgan and Mills (1997)
125	22.4 mm schelp	zebra, 19 °C	Pontius (2000)
140	15 mm schelp	quagga, lente/zomer, uit grafiek afgelezen	Diggins (2001)
190	20 mm schelp	quagga, lente/zomer, uit grafiek afgelezen	Diggins (2001)

De filtratiecapaciteit kan niet direct worden vertaald naar een frequentie (verblijftijd) waarmee het plaswater door de mossels wordt gefiltreerd. Bij het berekenen van de totale filtratiecapaciteit in een meer dient voor "herfiltratie" te worden gecorrigeerd.

De mossels liggen normaliter vooral op de plasbodem. Vooral bij weinig wind en temperatuurstratificatie zal de waterschijf boven de bodem veel vaker worden gefiltreerd, terwijl de hoger gelegen delen in de waterkolom niet bij de mossels komen. Hoe stagnerender het water is en hoe hoger de bedekkingsgraad aan mossels, des te relevanter deze herfiltratie kan zijn. Aan de andere kant, juist in stagnerende situaties zal seston sneller kunnen bezinken. Het gegeven dat de quagga's in trossen liggen zal voor de binnenste mossels in zo'n tros ook betekenen dat ze minder vers water/seston krijgen.

In Lake Erie zijn herfiltratiepercentages berekend van 55-81% en in stromende wateren lagere percentages (Zhang et al. 2011).

## 7 Graas op blauwalgen

Of en in hoeverre blauwalgen worden begraasd heeft een wezenlijke invloed op de effecten van de mossels op het aquatische ecosysteem. Over de effectiviteit van graas door *Dreissena's* op blauwalgen is tegenstrijdig gerapporteerd. In de onderstaande paragrafen wordt onderbouwd dat de blauwalg *Microcystis* minder door mossels wordt begraasd, maar dat veel andere (filamenteuze) blauwalgen wel worden begraasd. Dit kan het gevolg zijn van voedselvoorkeuren (7.1) en/of transportprocessen (7.2). Ook zouden de mossels een belangrijke invloed kunnen hebben op het overwinteren van blauwalgen in het sediment (7.3).

### 7.1 Voedselvoorkeuren

#### 7.1.1 *Microcystis*

De meeste publicaties gaan over *Microcystis* en rapporteren een selectieve begrazing door zebra- en soms ook quaggamossels. *Microcystis* kan selectief worden ontweken of levensvatbaar met de pseudofeces worden uitgescheiden, waardoor bloeien van *Microcystis* kansrijker worden (Vanderploeg et al. 2001; Raikow et al. 2004; Knoll et al. 2008; Fishman et al. 2009; Vanderploeg et al. 2013; Tang et al. 2014). Dit kan komen doordat *Microcystis* in oppervlaktewater kolonies vormt, tot duizenden cellen per kolonie, die voor *Dreissena's* te groot zijn om te verwerken (Ackerman 1999; Vanderploeg et al. 2001). Ook kan de opname van toxische blauwalgen het percentage actieve filtratietijd van de mossels (sterk) doen afnemen (Vanderploeg et al. 2001; Vanderploeg et al. 2009).

Uit een data-analyse van 39 diepe meren met lage fosforconcentraties (< 0.02 mg/l) bleek dat de aanwezigheid van zebramossels een 3.6 maal hogere *Microcystis*-biomassa oplevert (Knoll et al. 2008). In de Great Lakes heeft een sterke reductie van nutriënten de blauwalgenbloeien doen stoppen, maar na de invasie van *Dreissena's* zijn bloeien van *Microcystis* weer teruggekomen (Vanderploeg et al. 2002; Bierman Jr. et al. 2005).

Tang et al. (2014) claimen de eerste te zijn die bij natuurlijke fytoplanktongemeenschappen de voedselopname en selectiviteit van quaggamossels hebben onderzocht. Onderzoek aan natuurlijke gemeenschappen is van belang, omdat onder laboratoriumomstandigheden normaliter geen kolonies worden gevormd. De in gelei kolonievormende blauwalg *Microcystis* (20 – 10.000 cel/kolonie, 20 – 460 µm), *Aphanocapsa* en *Chroococcus* werden effectief geweigerd als voedsel. Onder andere *Anabeana* werd wel opgenomen en verteerd. Ook kleinere diatomeeën, dikwandige groenalgen (*Scenedesmus* en *Oocystis*) bleken nauwelijks als voedsel te dienen. Dit is in lijn wat eerder voor zebramossels is vastgesteld. Tang et al. (2014) gaan ervan uit dat zebra- en quaggamossels vergelijkbare voedselvoorkeuren hebben.

Volgens White and Sarnelle (2014) wordt *Microcystis* boven 80 µm (effectieve diameter) niet door zebramossels begraasd.

Dionisio Pires et al. (2005) zagen echter dat *Microcystis* ook als kolonies en onafhankelijk van toxiciteit door zebramosse worden opgenomen. Met enkelcellige *Microcystis* uit labcultures (geen kolonies) zou *Microcystis* zelfs een preferente voedselbron zijn voor zebramosse (Dionisio Pires et al. 2004).

Daarnaast zijn er studies die aangeven dat *Microcystis* in labexperimenten, afhankelijk van de omstandigheden, wel of niet effectief worden begraasd door zebramosse (White et al. 2011). Na een data-analyse van meren (n = 61) concludeerden Raikow et al. (2004) dat zebramosse alleen bij lage totaal-P-concentraties (0.025 mg/l) de bloei van *Microcystis* laten toenemen. Dat komt overeen met de genoemde bevindingen van Knoll et al. (2008). Uit een studie met cultures en natuurlijk seston bleek dat grote kolonies *Microcystis* werden vermeden, maar dat toxiciteit geen rol lijkt te spelen bij het al dan niet effectief filtreren. Veel belangrijker bleek de vraag te zijn welke *Microcystis*-stam in het water zat (Vanderploeg et al. 2013).

Het lijkt aannemelijk te stellen dat *Microcystis* minder wordt begraasd dan ander fytoplankton, zeker bij de grotere kolonies. Dit zou bloeien van *Microcystis* kunnen laten toenemen in plaats van afnemen. Dit geldt uiteraard alleen als aan de overige groeivoorwaarden, zoals licht, voedingsstoffen en temperatuur is voldaan.

### **7.1.2 Overige blauwalgen**

Over graas op overige blauwalgengenera is veel minder gerapporteerd. Over filamenteuze genera zoals *Aphanizomenon* (Horgan and Mills 1997) en *Anabaena* (Horgan and Mills 1997; Tang et al. 2014) is bekend dat ze worden opgenomen en verteerd (geassimileerd). Datzelfde geldt voor *Planktothrix*, waarbij de toxiciteit geen rol blijkt te spelen in de hoogte van de filtratiesnelheid (Dionisio Pires et al. 2005). Uit de eerdergenoemde data-analyse van Knoll et al. (2008) bleek ook dat *Anabaena* voorkomt met een 4.6 maal lagere biomassa indien ook zebramosse aanwezig zijn. Vlokvorming en ketenlengtes van filamenteuze genera lijken logischerwijs een rol te kunnen spelen bij de effectieve graasdruk door mossels van verschillende schelpenlengtes maar dit is hier niet onderzocht.

In de literatuur worden de bevindingen wat betreft de verminderde graasdruk op *Microcystis* soms zonder onderbouwing geëxtrapoleerd naar blauwalgen in algemene zin en dat lijkt niet terecht.

## **7.2 Transportprocessen**

Meerdere processen beïnvloeden het transport van seston naar de mossels, het belangrijkste daarbij zijn transport via stroming en sedimentatie van organisch materiaal. Blauwalgen kunnen zich door een lagere soortelijke massa onttrekken aan sedimentatie. Indien de mossels op een grotere diepte liggen kan daarom de graasdruk op blauwalgen veel lager zijn dan op overige algen (Horgan and Mills 1997). Echter, blauwalgen hebben ook een dagelijkse en seizoenafhankelijke verticale migratie waardoor ze actief richting de mossels migreren. Dat kan de graasdruk op blauwalgen juist vergroten. *Microcystis* heeft hoge verticale migratiesnelheden. Uit modelstudies blijkt dat voor *Microcystis* een tijdelijke verticale migratie naar 4 m (Wallace and Hamilton 1999) of 8 m (Visser et al. 1997) diepte haalbaar is. Dit is afhankelijk van onder andere koloniegrootte,

implicierend dat niet de gehele populatie onder alle omstandigheden tot die diepte zal geraken. Bovendien betreft dit maximale diepten. Volgens de genoemde studies verblijven de algen ongeveer maximaal 3 uur tussen de maximale diepte en één meter hoger dan de maximale diepte. In veldsituaties is niet waargenomen dat blauwalgen (waaronder *Anabaena* en *Microcystis*) op basis van hun eigen verticale migratie snel en diep genoeg verticaal kunnen migreren om in of onder het nutriëntenrijke metalimnion<sup>4</sup> te komen (Bormans et al. 1999).

Een kwantitatieve uitspraak over de periode dat blauwalgen als gevolg van hun verticale migratie nabij de mossels zullen verkeren valt niet te doen. Het is verdedigbaar dat tot ongeveer 5 meter diepte wel zal worden gemigreerd, maar dat een relevant deel van de populaties zelf ook bijvoorbeeld de metalimniondiepte van ongeveer 9 meter (Stroom 2016b) kan bereiken is onwaarschijnlijk. Het bovenstaande gaat over de verticale migratie van de blauwalgen als gevolg van dichtheidsverschillen. Daarnaast zal het epilimnion als gevolg van windmenging gemengd kunnen worden, waardoor ook (een deel van) de blauwalgen misschien wel de negen meter diepte zullen (zal) bereiken (Bormans et al. 1999).

Om een beeld te krijgen van de totale graasdruk op blauwalgen is het een benadering om aan te nemen dat alleen mossels in de bovenste vijf meter blauwalgen kunnen grazen. Een andere benadering is dat alleen mossels in de bovenste negen meter - het epilimnion - meedoen aan de graasdruk. Deze grenzen worden aangehouden in de berekeningen van de filtratiecapaciteit (11.3).

### 7.3 Overwinteren

Zowel ondiepe (in het epilimnion) als diepe (in het hypolimnion) mossels kunnen een directe invloed blijken te hebben op de blauwalgendominantie. Blauwalgen kunnen op het sediment overwinteren. Dit kunnen ze doen met behulp van akineten (sporen, rustcellen) zoals bij *Anabaena* en *Aphanizomenon* (Huber 1984; Kaplan-Levy et al. 2010), of vegetatief zoals bij *Microcystis* (Reynolds and Wiseman 1982; Verspagen et al. 2004). In beide gevallen zinken de cellen of kolonies naar het sediment. De mossels zouden zowel de naar de bodem zinkende blauwalgen als de herkoloniserende startpopulatie van de blauwalgen kunnen filtreren en zo zeer effectief de blauwalgpopulatie verminderen. Dit is een hypothese die nader zou kunnen worden uitgezocht.

---

<sup>4</sup> In het voorjaar raakt een diepe plas gestratificeerd door dichtheidsverschillen. Een warmere en lichtere bovenlaag (epilimnion) ligt op een koudere en zwaardere onderlaag (hypolimnion). De spronglaag (metalimnion) ligt daar tussenin. In de spronglaag zijn de gradiënten van stoffen, zuurstof en temperatuur vaak groot.

## 8 Invloed van *Dreissena's* op waterkwaliteit en aquatische ecologie

### 8.1 Invloed op nutriënten

*Dreissena's* filteren seston en nemen daarbij vooral de algen op. Door de mossels wordt uit de ingenomen deeltjes een deel van de stikstof en fosfor omgezet in mosselbiomassa. Uitgescheiden worden opgelost stikstof ( $\text{NO}_3$ ,  $\text{NH}_4$ ) en fosfaat ( $\text{PO}_4$ ), feces (onverteerd materiaal) en pseudofeces (ongewenst materiaal) (Vanderploeg et al. 2002). Zie ook Figuur 8-1: de nutriëntenbeschikbaarheid en productiviteit verplaatst zich van de waterkolom naar de benthische biota (benthisch-pelagische koppeling genoemd).

Zebromossels scheiden relatief meer fosfor uit dan stikstof, waardoor de N:P-verhouding afneemt (Arnott and Vanni 1996; Raikow et al. 2004; Wojtal-Frankiewicz and Frankiewicz 2011). De invloed van het lozen van anorganische opgeloste nutriënten is niet altijd meetbaar als ze snel door de benthische biota kunnen worden opgenomen (Higgins and Vander Zanden 2010). Vooral in ondiepe wateren kan het ook zijn dat door de extra depositie van organisch materiaal voorheen zuurstofrijke waterbodems zuurstofarmer worden en zo de P-nalevering vanuit de waterbodem versterken (Greene et al. 2015).

Het is voor de beschikbaarheid van nutriënten belangrijk in welke fase de *Dreissenapopulatie* zich bevindt. Als de biomassa aan mossels sterk aan het toenemen is, kunnen netto veel voedingsstoffen worden vastgelegd in die biomassa (Higgins and Vander Zanden 2010; Higgins et al. 2011; Johengen et al. 2013). Als de populatie vrij stabiel is zullen relatief veel nutriënten vrijkomen bij de afbraak van dood mosselmateriaal (Bootsma and Liao 2013).

### 8.2 Invloed op aquatische ecologie

Het filteren kan het water veel helderder maken dan op basis van de nutriëntenbelasting verwacht zou worden (Nalepa and Fahnenstiel 1995). Algemene effecten van een invasie door *Dreissena's* op de waterkwaliteit en het aquatische ecosysteem zijn gekwantificeerd gerapporteerd door Vanderploeg et al. (2002), Higgins en Vander Zanden (2010) en Nalepa (2010). Data-analyse van 500 studies in 65 meren geven een beeld van de invloed van *Dreissena's* op de waterkwaliteit (Higgins and Vander Zanden 2010). Gekeken is naar de situaties vóór en ná invasie van de zebra- en de quaggamossel. Onderscheid tussen diepe of ondiepe meren is niet gemaakt, maar beide typen zijn ruim vertegenwoordigd. De invloed van *Dreissena's* op de ecosystemen is zeer groot (zie Bijlage A voor de volledige tabel).

Hieronder staan samengevat de effecten totaal / **pelagisch-profundaal** / littoraal (zie Figuur 4-1 voor uitleg), als verandering in procenten, zie ook zie Figuur 8-1:

- Doorzicht: 39 / **31** / 51
- Troebelheid: -41 / **-35** / -46

- zwevende stof: -40 / **-72** / -46
- Chlorofyl-a -47 / **-38** / -58
- Fytoplankton -58 / **-35** / -75
- Zoöplankton -51 / **-40** / -56
- Perifyton 171 (alleen littoraal)
- Macrofyten 182 (alleen littoraal)
- Zoöbenthos (excl. *Dreissena*) 212 (alleen littoraal)

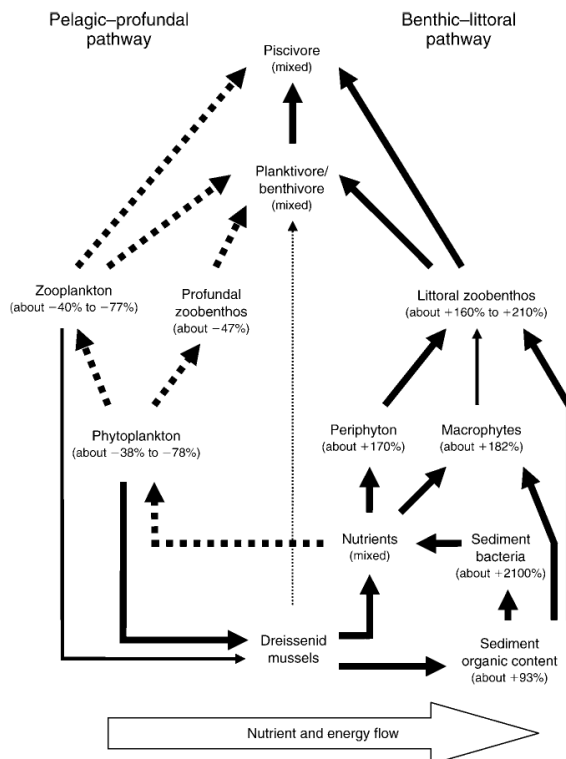
Een sterke toename van de filtrerende werking door mossels leidt tot veel minder fytoplankton. Dit zorgt voor een omslag van een troebel naar een helder watersysteem die lijkt op de situatie die optreedt na een afdoende reductie van de nutriëntenbelasting (Scheffer 1990; Scheffer et al. 1993; Scheffer 2004). Zoals aangegeven in paragraaf 8.1 verplaatsen de nutriënten en de primaire productie zich van de waterkolom (pelagisch en planktonisch) naar de waterbodem (benthisch).

Door de verhoogde helderheid kunnen macrofyten tot op grotere diepte groeien en daardoor neemt het begroeibare areaal voor macrofyten toe. Verschil met een omslag door nutriëntenreductie is dat soortenrijkdom van macrofyten kan achterblijven (Tilman et al. 1982; Tilman 1986; Jeppesen et al. 2000; Moss et al. 2013) en dat op macrofyten groeiend perifyton sterk kan toenemen (Mayer et al. 2013).

Omdat er veel minder fytoplankton aanwezig is neemt de hoeveelheid zoöplankton af. De mossels zijn een directe concurrent van zoöplankton (Higgins and Vander Zanden 2010; Nalepa 2010).

Er wordt verwacht dat de totale vispopulatie kleiner zal worden en dat er een verschuiving van pelagische en planktonische soorten naar benthische soorten zal optreden. Dat komt door de volgende mechanismen:

- De het gebrek aan plankton en de toename van helderheid en macrofyten zal het relatieve aandeel van roofvis en plantminnende (limnofiele) soorten doen toenemen ten koste van de planktivore soorten. Het totaal aantal vissen (en visbiomassa) zal afnemen onder andere door verhoogde graasdruk op vissenlarven (Karatayev et al. 2014), afname van voedsel voor vissenlarven en



*Figuur 8-1. Invloed van Dreissena's op een zoetwatersysteem. Als gevolg van een Dreissena-invasie geven de doorgetrokken peilen een verhoogde biomassa aan en de gestippelde een verlaagde biomassa. Merk op dat de percentages afwijken van genoemde in de hoofdstuk omdat in deze figuur ook stromende wateren zijn meegenomen. Uit Higgins en Vander Zanden (2010).*



juvenile vis (French 1993; Mitchell et al. 1996; Matthews et al. 2012) en toename van predatie op juvenile vis. Dit kan de graasdruk op de planktonische *Dreissenalarven* en in mindere mate op de adulte *Dreissenamossels* dan ook doen laten afnemen, waardoor de mosselpopulatie zich wellicht sneller kan uitbreiden.

- Voor benthivore vissen neemt de voedselrijkdom (zoöbenthos) toe. Maar de fysiek dichte 3D-mosselbedekking kan deze benthische organismen bescherming bieden tegen predatie (Beekey et al. 2004; Karatayev et al. 2014). Dit kan zowel positief als negatief uitpakken voor de netto-voedselbeschikbaarheid voor benthivore vis (González and Downing 1999; Cobb and Watzin 2002).
- Meer specialistische mosseleeters zoals de zwartbekgrondel en de blankvoorn kunnen sterk in aantallen toenemen (9.3).

Dergelijke veranderingen zijn aangetoond in de Kagerplassen die veel helderder zijn geworden, waarschijnlijk door de quaggamossels. In vergelijking met 2006 (Vernooij and Koole 2007) was in 2013 (Soes and Broeckx 2014) de totale visbiomassa (en in het bijzonder de brasembiomassa) sterk afgenomen. De biomassa blankvoorn was daarentegen vertwintigvoudigd. Er waren echter nauwelijks plantminnende soorten en er zijn geen zwartbekgrondels aangetroffen.

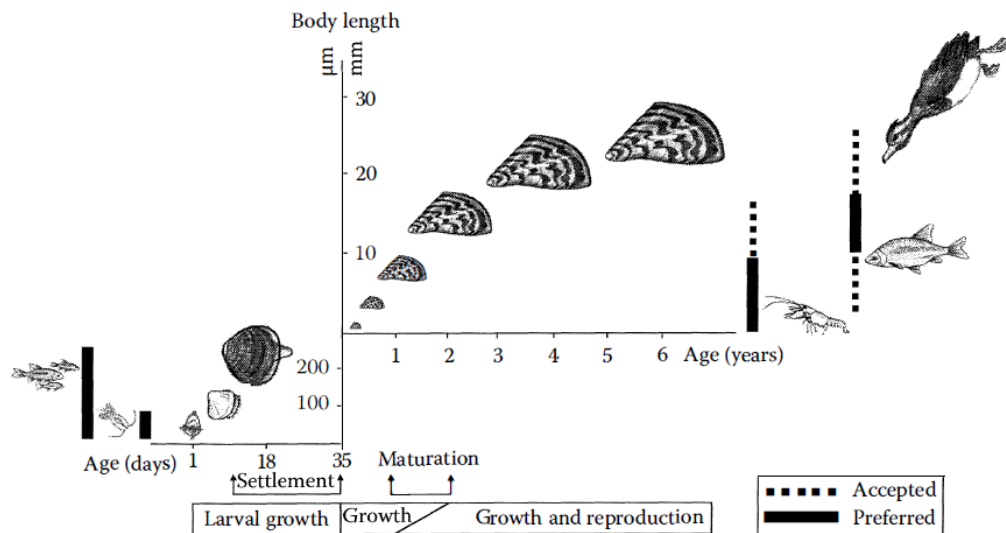
### 8.3 Diep versus ondiep

De dichtheden (hoofdstuk 4), verdringen versus expansie (5) en de filtratiecapaciteit (6) zijn bepalend voor de invloed van een quagga-invasie. Maar morfologie is ook een belangrijke factor.

Het is te verwachten dat *Dreissena's*, per exemplaar, in diepe gestratificeerde meren minder invloed kunnen uitoefenen dan in ondiepe meren. In diepe meren ligt een deel van de filtratiecapaciteit onder het zomerse metalimnion. Deze mossels kunnen in de zomer niet direct de littorale en pelagische zones (zie Figuur 4-1) beïnvloeden (Karatayev et al. 2014). Modelberekeningen geven daarom ook aan dat in de diepere delen van Lake Erie per dag maar enkele procenten van het watervolume worden gefilterd, tegen 20% in het ondiepe deel (Zhang et al. 2011). Dit geldt niet voor het voorjaar bij een volledig gemengde waterkolom. Verwacht wordt dat de invloed van quagga's op de waterkwaliteit in de lente dan ook het grootst kan zijn (Karatayev et al. 2014).

Diepe meren hebben, alleen al in het epilimnion, in verhouding meer volume water per vierkante meter waterbodem (met mossels) dan ondiepe meren. Immers, veel ondiepe meren zijn gemiddeld <3 m en de spronglaag in bijvoorbeeld de Sloterplas ligt op 8-10 m (Stroom 2016a). Dit kan een oorzaak zijn van het gegeven dat de *Dreissenadichtheden* in diepe meren groter zijn dan in ondiepe meren (hoofdstuk 4): boven elke vierkante meter waterbodem staan meer kubieke meters water met voedsel. Bovendien is de predatiedruk door vogels dieptegelimiteerd (zie 9.4).

## 9 Predatie en parasieten



Figuur 8-1. Selectiviteit van mosselpredatoren op levensstadia en schelpengte, gebaseerd op de zebramossel (Czarnołęski and Müller 2013).

Dit hoofdstuk heeft tot doel de rol van mossels als voedselbron in de voedselketen weer te geven (zie Figuur 8-1).

*Dreissenalarven* leven planktonisch en worden door allerlei grazers van planktonisch materiaal zoals juveniele planktivore en benthivore vis en kleine kreeftachtigen (zoals copepoden) gegeten (Molloy et al. 1997; Czarnołęski and Müller 2013). In Tabel C-1 staan de vissen die planktonische *Dreissena's* eten. Het betreft veel voor Nederlandse wateren algemene soorten.

Het sterftecijfer van *Dreissenalarven* kan oplopen tot 99%, onder andere door predatie, maar de invloed op de totale aanwas van *Dreissena's* is niet goed bekend (Molloy et al. 1997; Higgins and Vander Zanden 2010). In onderstaande paragrafen wordt vooral ingegaan op predatie van de juveniele en adulte *Dreissenamossels* (met schelp).

De *Dreissenamossels* worden door watervogels, vis en de grotere kreeftachtigen gegeten. Czarnołęski and Müller (2013) maken geen onderscheid tussen een optimale schelpgrootte voor watervogels of vis (Figuur 8-1). Voor beide soorten wordt 8-17 mm aangenomen.

Vrijwel alle onderzoek is gericht op zebramossels (Molloy et al. 1997). Alle hier gepresenteerde resultaten zijn daarom gebaseerd op zebramossels, tenzij anders wordt vermeld. Kort wordt ingegaan op de invloed van parasieten (9.1) en kreeftachtigen (9.2) en wat uitgebreider op die van vis (9.3) en watervogels (9.4).

### 9.1 Parasieten

Voor zebramossels zijn meer dan 40 parasieten bekend (Mastitsky and Wong 2015). De meest belangrijke ziekteverwekker is de trematode *Bucephalus polymorphus*, die de geslachtsorganen van mossels kan aantasten (Molloy et al.

1997). Het lijkt erop dat quaggamossels minder vatbaar zijn voor parasitaire ziekteverwekkers dan zebramossels (Mastitsky and Wong 2015).

## 9.2 Kreeftachtigen

Van de volgende kreeftachtigen is bekend dat ze prederen op onder andere *Dreissena*:

- roeipootkreeft (alleen larven) (Czarnołęski and Müller 2013)
- rivierkreeft: gevlekte rivierkreeft (*Orconectes limnosus*) en (Kobak and Kakareko 2009; Czarnołęski and Müller 2013), noordelijke Clearwater rivierkreeft (*O. propinquus*) (MacIsaac 1994; Martin and Corkum 1994) de signaalkreeft (*Pacifastacus leniusculus*) (zu Ermgassen and Aldridge 2011) en de roestbruine Amerikaanse rivierkreeft (*O. rusticus*) (Naddafi and Rudstam 2014)
- krab: blauwe zwemkrab (*Callinectes sapidus*) (Czarnołęski and Müller 2013).

Kreeften en krabben hebben over het algemeen weinig invloed op de *Dreissenapopulatie* (Czarnołęski and Müller 2013). Ze eten bij voorkeur exemplaren van 3-5 mm (MacIsaac 1994; Martin and Corkum 1994) of volgens Zu Ermgassen and Aldridge (2011) 7-12 mm, dus de kleine tot middelgrote schelpen. Bovendien neemt de predatie op *Dreissena's* af bij de aanwezigheid van waterplanten als alternatief voedsel (MacIsaac 1994).

## 9.3 Vis

Vis kan in Nederlandse meren alle diepten bestrijken waar mossels ook kunnen zitten. Vis zal dieper kunnen komen dan mossels, omdat lokale en tijdelijke zuurstofloosheid bij het sediment een vis niet zal schaden, terwijl een mossel minder mobiel is. Bovendien kan dicht bij het sediment langdurige zuurstofloosheid optreden, terwijl de waterkolom direct daarboven zuurstofrijker is.

Van veel vissoorten is aangetoond dat ze *Dreissenamossels* eten, waaronder veel voor Nederlandse wateren algemene soorten (Tabel C-2). Maar voor het overgrote deel geldt niet dat ze bij voorkeur *Dreissena's* eten. Zwartbekgrondels zijn echter wel preferente predatoren van *Dreissenamossels* en kunnen daarmee de populatie van quaggamossels beïnvloeden. Zwartbekgrondels foerageren veel op *Dreissena's* tot en met 10 of 13 mm lengte. Zie Bijlage B voor een beknopt literatuuronderzoek over zwartbekgrondels in relatie tot *Dreissena's*.

Blankvoorn is ook een preferente en goede mosseleter (French 1993; Nagelkerke and Sibbing 1996; Kobak and Kakareko 2009). Blankvoorn kan schelpen tot 10 mm eten, en vooral ook de sterkere schelpen (Nagelkerke and Sibbing 1996). Kolblei is ook een goede mosseleter (ook tot 10 mm), maar brasem is beduidend inefficiënter en kan alleen de kleine mossels eten tot 7 mm (Nagelkerke and Sibbing 1996). In de reservoirs rond de Elbro is aangetoond dat karpers de zebramossels eten (Araujo et al. 2010). French (1993) stelt dat karpers alleen mossels eten als ander voedsel niet voorradig is.

## 9.4 Watervogels

In tabel Tabel C-3 staat een overzicht van de vele watervogels waarvan is aangetoond dat ze *Dreissena's* eten. De best gedocumenteerde op *Dreissena's* foeragerende watervogels zijn de kuifeend, de tafeleend, de topper en de brilduiker (Mastitsky and Wong 2015). Dit zijn allemaal (maar niet alle) duikeenden (URL: ETI BioInformatics) en bovendien soorten die in Nederland voorkomen. In de Nederlandse zoete wateren zijn de schelpdiereters vooral duikeenden en meerkoeten. Daarvan zijn (in 2013-2014) de meerkoet, de kuifeend en de topper het meest aanwezig in Nederland (Hornman et al. 2015).

Meeuwen kunnen wel van grotere hoogte duiken, maar ze kunnen niet goed onder water zwemmen en ze komen dus niet diep. Ze kunnen wel duikeenden volgen om vervolgens voedsel te stelen (kleptoparasitisme) of de onverwerkte vangst (bijvoorbeeld de grotere mosseltrossen) van duikeenden over te nemen (Marchowski et al. 2016). In de studie van Marchowski et al. werd ook aangetoond dat direct na een sterke toename van de hoeveelheid duikeenden het aandeel *Dreissena's* in de maag van de ook aanwezige zilvermeeuwen sterk toenam: van 2% (n=38) naar 95% (n=37). Ondanks het feit dat de zilvermeeuwen zelf nauwelijks mossels vingen, bleek het dus wel de voornaamste voedselbron te worden bij de aanwezigheid van duikeenden.

Van een aantal duikeenden is bekend dat ze tot 4-5 m effectief kunnen foerageren, waarbij eerst de ondiepe zones zullen worden gebruikt (de Leeuw 1997). Van Nes (2008) berekende uit de gegevens van De Leeuw dat op 2.5–3.5 m diepte (afhankelijk van de vogelsoort) de consumptie van mossels 90% lager is dan in ondiep water.

In een studie naar de situatie in Lake Erie bleek dat duikeenden zoveel mossels aten dat de mosselbiomassa lokaal met 57% afnam (Hamilton et al. 1994). Bij voorkeur werd gepredeerd op mossels van 12-20 mm. Toch werd geconcludeerd dat de invloed van duikeenden op de gehele populatie te verwaarlozen is. De *Dreissenapopulatie* herstelt zich snel bij de afwezigheid van de eenden.

Op basis van mosselinname per exemplaar en op basis van vogeltellingen kan worden berekend hoeveel mosselbiomassa (incl. schelp) door foeragerende vogels uit een plas verdwijnt. Aangehaalde literatuur door Hamilton et al. (1994) geeft aan dat diverse duikeenden ongeveer 200 g/d tot 1 kg/d aan weekdieren/mossels eten/nodig hebben. De Leeuw et al. (1999) gaan ervan uit dat de dagelijkse mosselinname door watervogels in de winter kan oplopen tot 3x het gewicht van de vogel.

## 10 Sloterplas: Populatie *Dreissena's*

### 10.1 Populatie vóór 2015

In 1975 worden zebramossele in de Sloterplas vanaf 1.5 m diepte alleen in het epilimnion aangetroffen met onbekende dichtheden (Everards 1978). Bij de 2006 KRW-monitoring worden in de plas enkele zebramossele gevonden (Tempelman 2007). In 2012 is sprake van grote aantallen quaggamossele en in mindere mate zebramossele (Zuyderduyn 2013).

Een duiker<sup>5</sup> in de Sloterplas heeft in 2014 aangegeven dat de mosselbedekking hoog is tot 10 m diepte (indicatief 75% vlakdekkend, in delen 100%). Lagere bedekkingen worden tot op 25-30 meter diepte gevonden. Hij meldt ook dat de plas vanaf ongeveer 2009 op diepte helderder is dan daarvoor. Voorheen was het vanaf juni beduidend troebeler. Dit is ook bevestigd door een andere duiker<sup>6</sup>. Dit zou kunnen betekenen dat rond 2009 voldoende *Dreissena's* in de plas waren om de plas op diepte (in het habitat van de mossels) helderder te maken, terwijl boven in de waterkolom nog steeds (blauw)algenbloeien waren (Stroom 2016a; Stroom 2016b).

### 10.2 Populatie in 2015

#### 10.2.1 Inleiding

Om de invloed van *Dreissena's* in de Sloterplas te kunnen bepalen is het nodig de populatieopbouw kwantitatief te kennen. De vraag is hoeveel *Dreissena's* aanwezig zijn. Dit is hier vooral van belang om de totale filtratiecapaciteit van de plas te kunnen bepalen (hoofdstuk 11).

Beschreven is wat vanuit de boot en met een onderwaterdrone (10.2.4) is waargenomen in de plas. De populatie is daarnaast uitgedrukt in dichtheden (10.2.5), lengteverdeling van de schelp (10.2.6), biovolume (10.2.7) en biomassa (10.2.8). Het is nodig de populatie in meerdere grootheden uit te drukken om te kunnen vergelijken met de literatuur en toekomstige mosselopnamen. De populatieopbouw geeft verder een beeld van de invloed van broedval en predatie (12).

Bovendien indiceren de verhoudingen tussen biovolume, biomassa en lengte de fitheid van de populatie. Van de fitheidsbepaling is nog niet ten volle gebruik gemaakt. Aanbevolen wordt dat alsnog te doen.

Voor mossels is de diepte van belang. Vanwege de grote diepte van de plas is er sprake van opvallende gradiënten die de populatieopbouw mede zullen bepalen.

---

<sup>5</sup> Mondeling Robert van der Hoek (hobbyduiker en bestuurder Amsterdamse Hengelsportvereniging), 11/11/2014

<sup>6</sup> Mondeling Robert Jan Vencken, 8/6/2015.

Dit betreft onder andere waterbodemsamenstelling (substraat), zuurstof, temperatuur en graasdruk:

- De bovenste 10 m van de plas bestaat uit een holocene deklaag met daaronder zandfracties (Beemster 2011). In diepe delen is ook tot 1.5 m slib waargenomen (Stroom 2016b). De waterbodemsamenstelling is divers en gerelateerd aan de diepte: zand, klei, veen, en slib. Dat bepaalt mede de habitatgeschiktheid voor *Dreissena's*, omdat een mate van hard substraat aanwezig moet zijn (2.1).
- Tot 20 m diepte wordt in het hypolimnion vrijwel nooit lager dan 2 mg/l zuurstof gemeten (Stroom 2016b). De mossels liggen echter direct op de bodem, waardoor een daar lokaal aanwezige zuurstofconcentratie niet zal worden gemeten. Dus hoe de zuurstofconcentraties daar werkelijk zijn is onbekend. Afhankelijk van de diepte en de samenstelling van de waterbodem kan zuurstof bepalend zijn voor de habitatgeschiktheid voor *Dreissena's*.
- Tijdens de periode van stratificatie is er rond het metalimnion een temperatuurgradiënt aanwezig. Met de diepte neemt de temperatuur af. Bij een lagere temperatuur is de groei in mindere mate ook filtratiesnelheid van *Dreissena's* lager dan bij een hogere temperatuur (2.2).
- Er is sprake van een selectieve graas op dreissena's die vooral is gebaseerd op schelpgrootte en schelpsterkte. De graasdruk van watervogels neemt af met de diepte en stopt bij 4–5 meter diepte (9.4).

De populatieopbouw is daarom bepaald op verschillende diepten en uitgewerkt in verschillende diepteklassen (10.2.2).

### 10.2.2 Methode

Op 19 juni 2015 is in vier raaien (zie Figuur 10-1) de mosselpopulatie gemonitord met 37 random monsters op verschillende diepten (zie Bijlage E). De monsters zijn genomen met een Birge-Ekman-happer. De bemonstering en laboratoriumanalyse is uitgevoerd volgens een protocol dat is gebaseerd op de methode die Bram bij de Vaate hanteert voor Rijkswaterstaat. Dit protocol is na de bemonstering in de Sloterplas beschreven door Waterproef (Zuyderduyn 2015). De basis bestaat uit tellen en het opmeten van alle losse mossels voor de dichtheids- en lengtebepaling. Het biovolume is bepaald als de waterverplaatsing per lengteklasse van 1 mm per diepteklasse. De biomassa is bepaald als het asvrijdroog vleesgewicht per geaggregeerde lengteklasse van 2 mm (om kosten te besparen).



Figuur 10-1. Route van de mosselbemonstering op de Sloterplas. Links is het noord-oosten. In kleur de snelheid (blauw is laag). Uit: Boogaard et al. (2016).

In deze paragraaf worden alleen de opvallende, aanvullende of bepalende zaken van de gehanteerde methode benoemd.

Tijdens de bemonstering is ook met een onderwaterdrone gekeken waar de mossels zich bevinden.

De resultaten zijn verwerkt per lengteklasse van 1 mm en vier diepteklassen (10.2.1). In de Bijlage D staan de isolijnen weergegeven waarop de diepteklassen zijn gebaseerd en in Tabel 10-2 staan ook de gekozen diepteklassen (0–2.5; 2.5–5; 5–10 en 10–12.5 m) en bijbehorende arealen. Het grootste areaal (29% van de plasoppervlakte) betreft de klasse 0 - 2.5 m. Daarbij zit ook een deel dat voor mossels niet begroeibaar is vanwege de zeer slappe slibbige bodem: de westelijke ringgracht rond het zwembad achter de oostelijke eilanden en wellicht ook de noordelijk gelegen jachthaven.

De mossels zijn na het bemonsteren direct ingevroren, terwijl bekend is dat dit leidt tot afwijkingen in de biovolumebepaling ten opzichte van verwerking binnen 24 uur. Een test met mossels uit het Valkenburgse Meer door Waterproef geeft aan dat na het ontdooien nog 85% van het oorspronkelijke biovolume over is en na het op kamertemperatuur brengen (4 uur) nog 67%. De berekende biovolumes zijn voor alle lengteklassen op dezelfde manier gecorrigeerd met een factor 1.48. Hierdoor neemt de fout in de biovolumebepaling toe. Om de gevonden biovolumes toch op waarde te kunnen schatten zijn ze vergeleken met een door Bram bij de Vaate voor het IJsselmeer afgeleide relatie tussen lengteklasse en biovolume<sup>7</sup>. Deze luidt  $V = 0.089 L^{2.95}$ , waarin  $L$  = schelpenlengte (mm),  $V$  = biovolume ( $\mu$ l),  $R^2 = 0.999$ .

### 10.2.3 Aangetroffen mossels

In 20 van de 37 gehapte monsters zaten mosselschelpen. Van de 17 monsters zonder mosselschelpen waren 10 locaties dieper dan 12.5 m. Tot 12.5 m diepte zijn 7 "lege" monsters naar boven gehaald, verdeeld over alle diepteklassen. Bij het omrekenen van de aantallen in de monsters naar vlakdekkende dichtheden is daarom gecorrigeerd voor de lege monsters met een correctiefactor (zie Tabel 10-1). Een correctiefactor van "1" wil zeggen dat in alle gehapte monsters in de betreffende diepteklassen minimaal één schelp aanwezig was. Het minst werden lege monsters aangetroffen in de diepteklasse 2.5–5 m: de correctiefactor is dan het hoogst.

Tabel 10-1. Per diepteklasse de correctiefactor voor lege monsters.

0 - 2.5	0.60
2.5 - 5	0.88
5 - 10	0.75
10 - 12.5	0.67

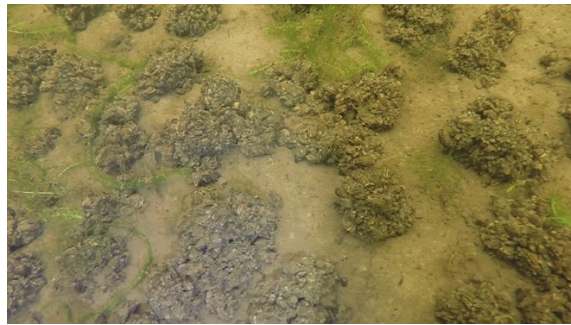
In de 20 monsters met mosselschelpen zijn 4229 mosselschelpen gehapt. Van al deze schelpen bleek 91% "vol" te zijn: met een mossel in de schelp. Van deze 3842 volle schelpen waren slechts 7 stuks (0.2%) géén quaggamossels, maar zeboramossels of Aziatische korfmossels.

In de verdere analyse zijn alleen de 3835 volle quaggamossels meegenomen. Hierbij zat ook één groep < 5mm in een sample in de diepteklasse 10–12.5 m. Tijdens de labanalyse is het aantal daarvan geschat op 300. De hoeveelheid is niet uitgesplitst en geteld. In de naverwerking zijn deze evenwichtig verdeeld over de lengteklassen 2, 3 en 4 mm.

<sup>7</sup> Ongepubliceerd, model van A. bij de Vaate.

#### 10.2.4 Visuele waarnemingen (o.a. onderwaterdrone)

Achter de eilanden in de plas bestaat de bodem uit een dikke laag zeer slap slib en worden tot op 2 m diepte geen quaggamossels waargenomen<sup>8</sup>. Aan de zuidoostzijde bestaat de bodem uit zand en worden vrijwel vanaf de kadewand op minder dan 1 m diepte veel trossen mossels aangetroffen (Figuur 10-2).



Figuur 10-2. Trossen mossels op ongeveer één meter diepte. Foto onderwaterdrone Indymo.

<http://youtu.be/ryvAcyZsiNQ>

<https://youtu.be/jvjokW0TFj8?t=466>

<https://www.youtube.com/watch?v=pZE1N2WCgpA>

- Uit de beelden blijkt dat op de ondiepere locaties geen mosselmatten liggen, maar alleen trossen. Naarmate het dieper wordt neemt de dichtheid van de trossen toe. Ook zijn delen waargenomen met vlakdekkende mosselmatten. De grote variatie impliceert dat veel monsters moeten worden genomen om een representatieve steekproef te verkrijgen (zie ook 10.2.3).
- Bij de monsternamen is vanaf 12.5 m louter slib aangetroffen, geen mossels. Maar uit de beelden blijkt dat ook vanaf 13.8 m veel mossels kunnen liggen<sup>9</sup>. Het is niet duidelijk op wat voor substraat deze mossels liggen. De slibdikte kan bij lokale pieken in het talud heel laag zijn, terwijl in de lokale dalen heel veel dun slib ligt (Kemper and Vis 2011). Dit zou nader kunnen worden onderzocht.

#### 10.2.5 Dichtheden

Tabel 10-2. Samenvatting van de mosselbemonstering (19 juni 2015) per lengteklasse. De vetgedrukte waarden geven de berekende bedekkingen aan. Deze zijn gecorrigeerd naar het aantal monsters dat in het geheel geen mossels bevatte. In de laatste kolom staat cumulatief per lengteklasse (dus 0-2.5 m, 0-5 m, 0-10 m en 0-12.5 m) het gewogen gemiddeld aan mossels weergegeven. De tabel bevat alleen data van volle (levende) schelpen van quaggamossels.

diepteklasse	areaal		aantal ind. (vol, quagga)			corr. lege monsters		gewogen
	m2	%	n tot.	n gem.	n/m2	n/m2	n (/1e9)	n/m2
0 - 2.5	271319	29%	528	176	7822	<b>4693</b>	1.3	4693
2.5 - 5	73350	8%	1373	196	8717	<b>7628</b>	0.6	5318
5 - 10	76350	8%	1117	186	8274	<b>6206</b>	0.5	5479
10 - 12.5	33800	4%	817	204	9078	<b>6052</b>	0.2	5521
>12.5	469650	51%	0	0	0	0	0	2716
<b>totaal</b>	924469						2.5	

<sup>8</sup> Eigen waarneming vaartochten 17/11/2014, 1/6/2015, 19/6/2015.

<sup>9</sup> De diepte >10 m is bepaald aan de hand van een temperatuursensor op de drone, omdat de drukopnemer slechts tot 10 m kon registreren. Omdat de temperatuur vanaf 13.8 m nauwelijks veranderde is dit als >13.8 m weergegeven. Het is dus niet duidelijk tot op welke diepte mossels zijn gezien.

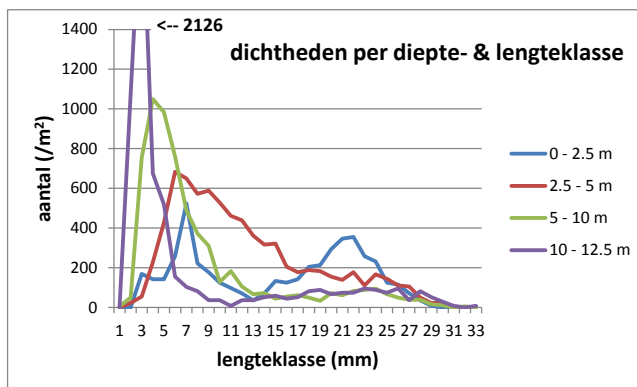


Een samenvatting van de berekende dichtheden is weergegeven in Tabel 10-2:

- 0–2.5 m: Deze diepteklasse beslaat 29% van de plasoppervlakte. De bedekking met quaggamossels is hoog, maar ligt onder het gemiddelde. In totaal ligt meer dan de helft van de aanwezige mossels in deze diepteklasse: 1.3 miljard stuks.
- 2.5–12.5 m: Hier liggen ongeveer evenveel quaggamossels (1.2 miljard), op 20% van het plasareaal.
- Over de met mossels bedekte oppervlakte van de plas (49%) liggen gemiddeld 5521 /m<sup>2</sup> quaggamossels. Gemiddeld over de totale plasoppervlakte betreft het 2716 /m<sup>2</sup> mossels.

### 10.2.6 Lengteverdeling

De spreiding van lengten in de ondiepste diepteklasse (0–2.5 m) is groot: er zijn veel kleine mossels (rond 7 mm) en veel grote mossels (rond 22 mm, zie Figuur 10-3). Dit is waarschijnlijk niet het gevolg van selectieve graasdruk, gezien de lengteklassen die met lage dichtheden aanwezig zijn (rond 13 mm). De kleinere lengteklassen zouden dan eerder worden begraasd en 13 mm lengte is te groot voor vis om te eten (zie 9.3). Voor duikeenden is de lengteklasse van 13 mm juist vrij klein als preferent voer (zie 9.4). De populatie kleine mossels zal afkomstig zijn van een broedval van april/mei 2015.



Figuur 10-3. Bedekking (per m<sup>2</sup>) versus lengteklasseverdeling per diepteklasse van volle quaggamosselschelpen.

In de opvolgende diepteklassen lijken de samenstellingen meer op (positief scheve) normaalverdelingen. Hoe dieper het wordt, des te dominanter worden de kleine exemplaren. Dieper dan 5 m worden per vierkante meter weinig quagga's groter dan 13 mm gevonden.

De gemiddelde lengte neemt af bij toenemende diepte (zie Tabel 10-3). De grootste populatie (0-2.5 m) wordt bevolkt door quaggamossels met een lengte van gemiddeld 15.1 mm. Gewogen gemiddeld over het gehele bedekte areaal (0–12.5 m) is de quaggaschelp 12.9 mm lang.

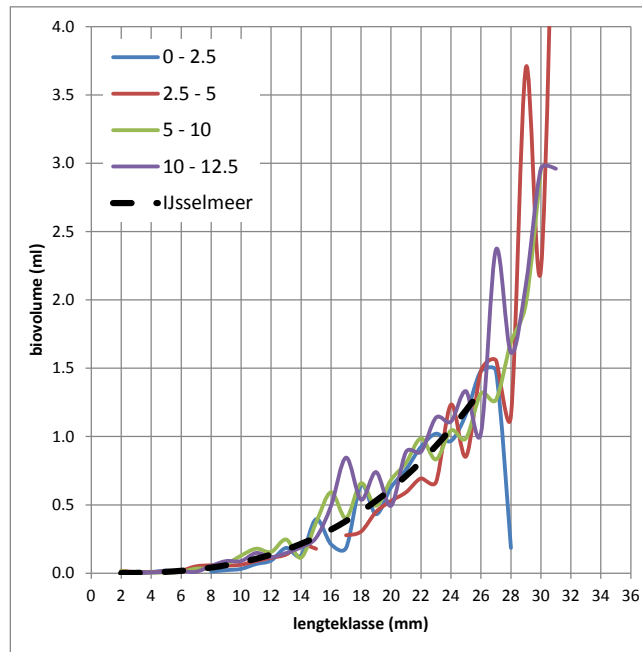
Tabel 10-3. Gewogen gemiddelde lengte (mm) per diepteklasse.

0 - 2.5 m	15.1
2.5 - 5 m	12.3
5 - 10 m	8.2
10 - 12.5 m	7.2
gew. gemiddeld	12.9

### 10.2.7 Biovolume

De biovolumes in de Sloterplas lijken sterk op de schelpenlengte-biovolume relatie uit het IJsselmeer (zie Figuur 10-4). Maar er zijn niet-verklaarbare artefacten die te maken kunnen hebben met het corrigeren van de biovolumes (vanwege het invriezen van de mossels). In de diepteklasse 2.5–5 m zijn de biovolumes in de lengteklassen 17–23 mm ondergemiddeld en rond 16-17 mm is er ook een onverklaarde spreiding aan resultaten.

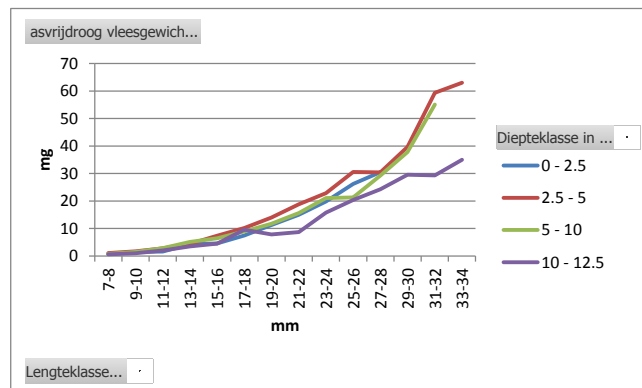
De grote variatie in biovolumes van de grotere mossels zal te maken hebben met de geringe hoeveelheid mossels die in die lengteklassen beschikbaar waren (per diepteklasse gemiddeld 10 stuks bij 27 mm en vanaf 31 mm zijn slechts enkele mossels aangetroffen).



Figuur 10-4. Gecorrigeerd biovolume versus lengteklasse per diepteklasse, vergeleken met de berekende biovolumes in het IJsselmeer.

### 10.2.8 Biomassa

Het asvrij droog vleesgewicht van de mossels > 18 mm in de diepste klasse is veel lager dan op diepten tot 10 m (Figuur 10-5). Dit kan er op wijzen dat deze mossels niet heel fit zijn. Dit verschil wordt in het biovolume niet aangetroffen.



Figuur 10-5. Asvrij droog vleesgewicht versus lengteklasse per diepteklasse.

# 11 Sloterplas: Filtratiecapaciteit van de populatie

## 11.1 Methode

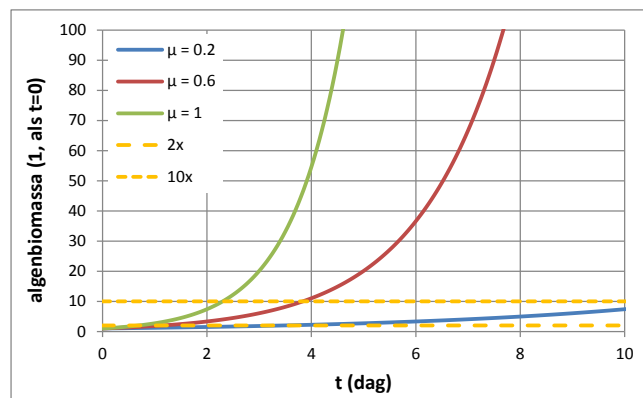
Om te kunnen beoordelen of de quagga's de plas helder kunnen maken is op basis van de literatuur bepaald welke filtratiecapaciteit daarvoor ongeveer nodig is op basis van groeisnelheden van blauwalgen (zie 11.2). Om de totale filtratiecapaciteit in de Sloterplas te berekenen is een filtratiecapaciteit voor alle lengte- en diepteklassen van 100 ml/u per mossel gebruikt (zie Tabel 6-1). Het product van de gemiddelde filtratiecapaciteit en de gevonden dichtheden (10.2.4) geeft de totale filtratiecapaciteit in de plas, uitgedrukt in  $Mm^3/d$ . Deze is vervolgens in verschillende varianten gerelateerd aan het plasvolume om tot een verblijftijd te komen: de tijd die nodig is om het plaswater volledig te filtreren. De term "plasvolume" kan hier het volume van de gehele plas betreffen, of alleen het epilimnionvolume, afhankelijk van de variant (zie 11.3).

## 11.2 Benodigde filtratiecapaciteit

Om de benodigde filtratiecapaciteit in te schatten is gebruikgemaakt van de gepubliceerde maximale groeisnelheden van blauwalgen (*Microcystis* (n=6), *Anabaena* (n=2), *Planktothrix agardhii* (n=2), *Aphanizomenon flos aquae* (n=2)). Deze maximale groeisnelheden ( $\mu$ ) lopen uiteen van 0.2 tot 1.0 /d ( $\mu_{gem.} = 0.5$  /d). (groeisnelheden uit: Lee and Rhee 1999; Wallace et al. 2000; Dokulil and Teubner 2000; Wilson et al. 2006a; Imai et al. 2008; Lürling and Tolman 2014). In gevalideerde ecologische modellen worden vaak de hogere waarden van de range aangehouden. In PCLake 0.5-0.75 /d (Janse et al. 2010), voor modellering *Microcystis* Nieuwe Meer 0.8 /d (Jöhnk et al. 2008). Delwaq (BLOOM, Sobek) gebruikt standaard 0.69-0.82 /d (20 °C). Uit een uitgebreid review van 124 aquatisch-ecologische modellen blijkt dat voor blauwalgen maximale groeisnelheden van  $0.93 \pm 0.71$  /d (standaard deviatie) worden gebruikt (Shimoda and Arhonditsis 2016).

Met  $N_{t+1} = N_t * e^{(\mu * dt)}$  (waarbij  $N$  = biomassa) kan de aanwas van biomassa worden berekend. Deze is weergegeven bij  $\mu = 0.2$ , 0.6 en 1.0 /d (zie Figuur 11-1). Een startconcentratie van 1  $\mu g/l$  chlorofyl-a levert bij  $\mu = 0.6$  /d na 6 dagen 37  $\mu g/l$  chlorofyl-a.

De onzekerheid in groeisnelheden is vrij groot. Er wordt uitgegaan van



Figuur 11-1. Effect van drie maximale groeisnelheden op de algenbiomassa van blauwalgen. In geel wordt een verdubbeling en een vertienvoudiging van de initiële biomassa (=1) aangegeven.

maximale groeisnelheden van verschillende genera onder verschillende omstandigheden en die blijken tussen de verschillende studies sterk te variëren. Bovendien bepalen de actuele omstandigheden (temperatuur, licht, graas, sterfte) welke netto groeisnelheden optreden. De periodiek stikstoflimiterende omstandigheden in de Sloterplas (Stroom 2016a) zullen de groeisnelheden van de stikstoffixerende soorten doen afnemen (Ferber et al. 2004; Lewis and Wurtsbaugh 2008; Finlay et al. 2010; Paerl et al. 2011).

Een verblijftijd van 10 dagen lijkt een redelijke indicatie om blauwalgenbloeien te kunnen voorkomen. Een betere benadering kan worden gegeven door de blauwalgenbloeien te modelleren.

### 11.3 Aanwezige filtratiecapaciteit

Berekend zijn drie varianten om de potentiële invloed van de mosselpopulatie te kwantificeren. De resultaten daarvan staan in Tabel 11-1. De uitleg van de varianten is opgenomen in de beschrijving van de de resultaten:

Tabel 11-1. Indicatief filtervolume per dag bij verschillende varianten en verschillende hoeveelheden mossels. Zie de uitleg in de hoofdttekst.

biovol. bedekk.		hele plas		1 - 9 m		1 - 5 m	
ml/m <sup>2</sup>	/m <sup>2</sup>	Mm <sup>3</sup> /d	%/d	Mm <sup>3</sup> /d	%/d	Mm <sup>3</sup> /d	%/d
179	1000	2.2	17%	0.7	12%	0.5	10%
484	2700	6	46%	1.9	33%	1.5	26%
985	5500	12	95%	4	67%	3	52%
1791	10000	22	172%	7	122%	5	95%

- **hele plas:** Bij de gemiddelde dichtheden over de totale Sloterplas (2700 /m<sup>2</sup>) kan per dag 46% van het gehele plasvolume worden gefiltreerd. Dit levert een beeld op voor de gedestratificeerde periode.
- **1–9 m:** Uitgaande van de gemiddelde dichtheden (5500 /m<sup>2</sup>) die zijn aangetroffen in de werkelijk bezette oppervlakte kan per dag 67% van het volledige epilimnion worden gefiltreerd. Dus alleen de 5500 /m<sup>2</sup> mossels liggen in deze berekening dan op het areaal tussen 1–9 m diepte (epilimniondiepte, zie zie 7.2) en alleen dat volume water (epilimnion) hoeft te worden gefiltreerd. Dieper dan 9 meter wordt als inactief verondersteld.
- **1–5 m:** Deze variant focust op de verticale migratie van blauwalgen. Als er (bij dezelfde 5500 /m<sup>2</sup>) van wordt uitgegaan dat alleen de mossels die zitten tussen 1 en 5 m diepte effectief zijn voor blauwalgbegrazing (vanwege verticale migratie, zie 7.2), dan wordt van het volledige epilimnion 52% per dag begraasd.

Rond de berekende filtreersnelheden is een grote onzekerheidsmarge. Vooral de herfiltratie zal de filtratiesnelheid met een factor 2–5 doen afnemen (gebaseerd op één publicatie (zie 6). En negatieve voedselvoorkeuren wat betreft blauwalgen kunnen het verwijderingsrendement verder doen afnemen, maar dat is niet gekwantificeerd.

Geconcludeerd wordt dat, uitgaande van ongeveer 50% filtratie per dag (2 dagen verblijftijd) maal de correctie voor herfiltratie (factor 2–5), de huidige populatie quaggamossels in 4–10 dagen het gehele plas- c.q. epilimnionvolume kan filtreren.

## 12 Sloterplas: Predatie op *Dreissena's*

### 12.1 Methode

De potentiële predatoren van *Dreissena's* staan beschreven in hoofdstuk 8.3. Hieronder staat welke soorten vis en vogels in de Sloterplas zijn aangetroffen in 2006 en 2012. Aanbevolen wordt de geplande visstandbemonstering 2016 en de ruwe data van Sovon te gebruiken, om op basis van beter literatuuronderzoek de actuele predatiedruk op quaggamossels te berekenen. Onderstaande paragrafen geven een kwalitatief beeld van de predatiedruk.

### 12.2 Vis

In Stroom (2016b) staan de resultaten van twee visstandbemonsteringen in de Sloterplas beschreven, die hieronder worden samengevat:

- De visstand verandert van 64 kg/ha (727 stuks/ha) in 2006 naar 30 kg/ha (1.159 stuks/ha) in 2012. De biomassa is gehalveerd, terwijl de populatie in aantallen bijna verdubbelt. Dit is het gevolg van een afname van grote vissen en een toename van juvenielen.
- In biomassa is zowel in 2006 als 2012 brasem dominant, daarnaast blankvoorn, baars, snoekbaars en karper. Karper kan zich onttrekken aan de gebruikte monitoringsmethode n, maar is met sonar (januari 2011) wel gekwantificeerd. De totale visbiomassa wordt geschat op 16 kg/ha (611 stuks/ha) waarvan 6 kg/ha (7 stuks/ha) > 30 cm (tot 72 cm). Dit is veel minder dan de verwachte 100 kg/ha aan karpers. Een verklaring kan zijn dat deze karpers zich in de stadsgrachten ophouden.
- In aantallen zijn in 2006 baars (veel 0+) en blankvoorn (veel 16-25 cm) de meest voorkomende soorten. De klasse > 40cm betreft vooral brasem. In 2012 wordt het bestand gedomineerd door veel 0+ brasem (69%) en een paar exemplaren >40 cm, gevolgd door een wat evenwichtiger populatie baars (14%) en blankvoorn (10%).
- De zwartbekgrondel is in 2006 niet aangetroffen en in 2012 wel (59 stuks/ha) in de lengterange van 3 tot 15 centimeter. Verder wordt in 2014 door een duiker melding gemaakt van scholen met honderden exemplaren binnen tien meter afstand, terwijl rond 2007/2008 nauwelijks zwartbekgrondels aanwezig waren. In de NDFF-database is in 2014 87% van de aangetroffen vis een zwartbekgrondel (zie Tabel G-1).

De toename van helderheid en waterplanten zal een grote oorzaak zijn van de verschuiving in de visstand. De opkomst van de zwartbekgrondel, die veel *Dreissena* eet, heeft waarschijnlijk te maken met de opkomst van de quaggamossel. Deze loopt in Europa gelijk op (zie Bijlage B). Verder is van de cypriniden veel blankvoorn in de plas die de mossels zal eten. De brasems en karpers zijn waarschijnlijk veel minder belangrijke predatoren van *Dreissena's*. De genoemde vissoorten zijn allemaal (ook) zoöplanktivoren, die als juveniel ook de planktonische *Dreissenalarven* eten.

### 12.3 Watervogels

Waarnemingen van vogels komen allemaal uit de NDFF (zie Bijlage G), waarbij alleen de gegevens uit het Meetnet Watervogels van Sovon zijn gebruikt omdat deze het betrouwbaarst worden geacht. In principe tellen de vrijwilligers van Sovon de hele Sloterplas (is één telgebied). De gevalideerde resultaten worden door Sovon samengevat in langjarige jaargemiddelden 2009–2014. Door gebruikt te maken van op te vragen ruwe data kan een beter beeld verkregen worden, dat is hier niet gedaan.

Tabel 12-1. Resultaten van 5-jarige seizoensgemiddelde vogeltellingen op de Sloterplas.

soort_wet	soort_ned	2014
Aythya ferina	Tafeleend	1
Aythya fuligula	Kuifeend	93
Bucephala clangula	Brilduiker	2
Fulica atra	Meerkoet	233

Het aantal aangetroffen potentiële predatoren betreft enkele tot tientallen exemplaren per soort, waarbij meerkoeten en op afstand kuifeenden veruit in de meerderheid zijn. Van de meerkoeten en duikeenden is 71% meerkoet en 28% kuifeend. Samen bevolken zij met gemiddeld 329 exemplaren de plas.

Bij de mosselmonitoring (hoofdstuk 10) valt op dat de kleinere mossels ook rond 1 m diepte ruim aanwezig zijn. Dat impliceert dat foeragerende vogels nu blijkbaar geen doorslaggevende invloed hebben op de populatie, deze zullen namelijk starten met het gemakkelijkst te verkrijgen – ondiepe – voedsel.

## **13 Conclusie en discussie**

### **13.1 Quaggapopulatie, filtratiecapaciteit en waterkwaliteit**

De Sloterplas is in juni 2015 tot 12.5 m diepte (49% van de plasoppervlakte) met quaggamossels bedekt. Op het met quagga's bedekte oppervlak lagen 5500 /m<sup>2</sup> levende quagga's. Dat zijn 2.5 miljard exemplaren in de gehele plas. Noemenswaardige aantallen andere soorten levende mossels waren niet aanwezig (0.2%).

De gemiddelde lengte van de quaggamossels was 12.9 mm. De gemiddeld langste mossels (15.1 mm) lagen in de diepteklasse 0-2.5 m diepte. Die ondiepste diepteklasse komt overeen met 29% van de plasoppervlakte. Dieper in de plas werd de gemiddelde lengte van de mossels kleiner. In de diepteklasse 0-2.5 m was 15% van de quagga's korter dan 7 mm, tegen 75% in de (diepste) klasse 10-12.5 m. De oorzaak zou te maken kunnen hebben met een aan diepte gerelateerde predatiedruk of groeisnelheid (bijvoorbeeld door de invloed van temperatuur), of met verschillende migratiepatronen van grote en kleine mossels.

De populatie quaggamossels in 2015 kan indicatief in 4-10 dagen het gehele plas-c.q. epilimnionvolume filtreren. Om blauwalgenbloeien te voorkomen is indicatief een verblijftijd van minder dan 10 dagen nodig.

Hieruit blijkt dat de grotere waterkwaliteitsverbetering sinds 2012 hoogstwaarschijnlijk is veroorzaakt door de opkomst van de mossels, temeer omdat uit de watersysteemanalyse blijkt dat geen andere oorzaken voorhanden zijn die een waterkwaliteitsverandering kunnen verklaren. Dat de door mosselfiltratie gerealiseerde verblijftijden niet veel lager zijn dan de benodigde verblijftijden om de afwezigheid van algenbloeien te garanderen blijkt ook. In de periode 2012-2015 was de waterkwaliteit nog niet goed genoeg om aan de normen voor de KRW en de ZWR te voldoen (Stroom 2016a; Stroom 2016b).

### **13.2 Predatie**

De zwartbekgrondel is een preferente mosseleter en blankvoorn en kolblei zijn in mindere mate ook goede mosseleTERS. In de Sloterplas was in 2012 veel zwartbekgrondel en blankvoorn aanwezig en weinig kolblei. De zwartbekgrondel eet tot 10-13 mm schelplengte. Blankvoorn eet tot 10 mm schelplengte. Brasem en karper zijn waarschijnlijk geen grote mosseleTERS.

Wat betreft watervogels wordt de predatiedruk waarschijnlijk vooral veroorzaakt door meerkoeten en kuifeenden (een duikeend). Duikeenden komen tot maximaal 4-5 m diepte en bij 2.5-3.5 m is de predatiedruk al met 90% afgenomen. Duikeenden eten wat grotere mossels dan vis: 12-20 mm schelplengte. Vooralsnog wordt ervan uitgegaan dat de predatiedruk door watervogels niet heel groot is, omdat ondiep nog veel mossels voorkomen in de voor watervogels geschikte lengteklasse.

Om de invloed van predatie op de mosselpopulatie te kunnen kwantificeren moet per predator bekend zijn hoeveel mossels in welke range van lengteklassen worden gegeten en hoe groot de populatie is. De visstand dateert uit 2012 en dat is te oud in dit snel veranderende watersysteem. De beschikbare vogeltellingen betreffen een gemiddelde over de periode 2009–2014. Ook daarvoor geldt dat met de meest recente gegevens moet worden gewerkt. De dagelijkse voedselinname varieert per predator sterk door het seizoen en is ook afhankelijk van alternatief voedselaanbod. Aanbevolen wordt om zowel de dagelijkse voedselinname per predator als de aanwezige populatie en de prognose van de populatieontwikkeling beter uit te werken. Daarmee kunnen de actuele en toekomstige predatiedruk worden berekend die de mosselpopulatie kunnen beïnvloeden.

### 13.3 Stikstof, quaggamossels en blauwalgen

In de Sloterplas komen zeer hoge fosforbelastingen en –concentraties voor, maar anorganisch opgelost stikstof is vaak laag. Daardoor zijn stikstoffixerende genera zoals *Anabaena* en *Aphanizomenon* vaak dominant en is *Microcystis* wat minder en later in de zomer aanwezig (Stroom 2016a; Stroom 2016b). De potentiële graasdruk op blauwalgen kan worden beïnvloed door een selectieve effectieve graasdruk door de quagga's, door verticale transportprocessen van de blauwalgen en wellicht ook via graas door *Dreissena's* op blauwalgpopulaties die op het sediment overwinteren. Over deze effecten bestaat onduidelijkheid. We gaan er hier van uit dat *Anabaena* en *Aphanizomenon* wel effectief worden begraasd, maar dat de graasdruk op vooral de grotere kolonies van *Microcystis* lager is.

De lage stikstofconcentraties kunnen tegenstrijdige effecten hebben op het filtreren van algen door de quaggamossels. Twee hypothesen:

- In het voorjaar, voordat blauwalgen tot bloei kunnen komen, domineren diatomeeën en groenalgen en vormen deze algen het voedsel voor de quaggamossels. De productie van deze algen kan worden beperkt door de beperkte hoeveelheid beschikbaar stikstof (of silicium in het geval van diatomeeën). Daardoor kan in het voorjaar ook de expansie van de quaggapopulatie worden beperkt en dat limiteert mogelijk de graasdruk van de totale quaggapopulatie in de zomer.
- Quaggamossels zijn goed in staat om diatomeeën, groenalgen en filamenteuze blauwalgen (waaronder de genoemde stikstoffixeerders) weg te filtreren en daardoor de bloei van deze genera te verhinderen. Maar de plaagalgen die grote kolonies vormen, zoals *Microcystis*, zijn waarschijnlijk (veel) minder geschikt als voedsel voor mossels. Deze plaagalgen kunnen echter niet dominant worden als gevolg van stikstoflimitatie.

Dus zonder stikstoflimitatie (met of zonder quagga's) zou *Microcystis* kunnen gaan domineren en zonder quagga's (met stikstoflimitatie) vooral de stikstoffixerende blauwalgen. Dat impliceert dat een stikstoflimitatie in het voorjaar ongunstig is en in de zomer juist gunstig voor het in toom houden van blauwalgbloeien door quagga's.



#### 13.4 Een alternatieve stabiele toestand?

Het is opvallend dat, op basis van metingen midden op de plas, in één jaar (2012) een snelle omslag van blauwalgenrijk en troebel naar veel helderder water heeft plaatsgevonden. Dit is onverwacht snel en lijkt op het omslaan naar een alternatieve stabiele toestand zoals die bekend is van ondiepe meren. Bovendien is naast de genoemde stikstoffixerende blauwalgen ook de hoeveelheid *Microcystis* sterk afgenomen, terwijl juist *Microcystis* waarschijnlijk minder goed wordt begraasd door de quagga's. Er is geen goede verklaring gevonden voor het mechanisme achter deze snelle verandering. Dit zou nader onderzocht kunnen worden.

Een hypothese kan zijn dat dit te maken heeft met de grootte van blauwalgen. Het kan zijn dat naast de koloniegrootte van *Microcystis* ook vlokvorming en ketenlengtes bij filamenteuze genera een rol spelen bij de graasdruk door mossels van verschillende lengteklassen. Wellicht is dan een kritische mosselpopulatie (met genoeg grote exemplaren) nodig om naast de overige algen ook de blauwalgen te onderdrukken. De graasdruk is dan pas bij die kritische mosselpopulatie sterk genoeg om ervoor te zorgen dat blauwalgen niet meer de tijd krijgen om grote kolonies, ketens of vlokken te vormen die (deels) bescherming bieden tegen de graasdruk van mossels. Dat zou impliceren dat bij een afname van vooral de dichtheden aan grotere mossels, de plas ook weer snel kan terugvallen naar blauwalgenrijk en troebel water.

#### 13.5 Prognose 2016 en verder

Aan de nutriëntenbelasting zal autonoom niets veranderen (Stroom 2016a; Stroom 2016b). Een stabiele of zelfs toenemende quaggapopulatie van voldoende omvang is daarom van belang om de huidige ecologische kwaliteit van de plas te behouden of te verbeteren. Logisch lijkt dat helderder water als gevolg van meer quagga's ook zal leiden tot meer waterplanten. Quagga's bedekken de bodem echter ook in dichte matten en zouden daardoor de vestiging en kieming van waterplanten kunnen beperken.

De populatie van een invasieve soort groeit vaak de eerste jaren. Voedselgebrek en de opkomst van predatoren of parasieten kunnen (de groei van) de populatie later weer doen afnemen. Verwacht wordt dat een quaggapopulatie in diepe plassen groot en stabiel kan zijn. Ervan uitgaande dat de quagga's in 2007 in Amsterdam zijn gearriveerd is 2015 maximaal het achtste jaar van de invasie. Volgens het model uit Figuur 5-2 zou de populatie in 2015 dan al bijna gelijk kunnen zijn aan de maximale populatie en dan is er weinig ruimte voor groei. Echter, littorale dichtheden quaggamossels in buitenlandse meren kunnen tweemaal zo hoog zijn als de in de Sloterplas zijn aangetroffen. En deze orde-grootte bedekt in 2015 een groot deel van het bedekte areaal in de Spiegel- en Blijkpolderplas (Stroom 2016c). Deze waarnemingen wijzen erop dat er mogelijk nog ruimte is voor de uitbreiding van de mosselpopulatie in de Sloterplas.

Of de populatie in de Sloterplas zich daadwerkelijk zal uitbreiden of niet is afhankelijk van twee vragen waarover nog geen volledige duidelijkheid gegeven kan worden:

1. Wat is de maximale quaggapopulatie die de Sloterplas kan herbergen (de draagkracht)? Dit hangt af van het voedselaanbod (groei), de predatiedruk (sterfte) en vestigingsplaatsen (substraat):
  - a. Er moet voldoende aanwas van voedsel (voornamelijk algen) zijn. Dit voedsel moet komen van lokale algengroei en de aanvoer uit de omringende stadsgrachten.
  - b. De predatoren volgen na de komst van de quaggamossels. De belangrijkste potentiële predatoren in de Sloterplas waren rond 2012 duikeenden, meerkoeten, zwartbekgrondels en blankvoorns. Verwacht mag worden dat de predatiedruk de komende jaren zal toenemen. Hoe hoog die druk wordt, is nog de vraag. Door de omringende parken kan menselijke verstoring het aantal vogels beperken. De ontwikkeling van de zwartbekgrondel en blankvoorn is onzeker, voor 2016 staat een opname van de visstand gepland.
  - c. In de nu met quagga's bedekte delen is op alle dieptes nog ruimte voor uitbreiding. De diepe helft (> 12.5 m diep) van de plas is niet of nauwelijks bedekt en dat is verklaarbaar. Naarmate de diepte toeneemt bestaat de bodem uit steeds dunner wordend slib en dat is slecht substraat voor mossels. Dat blijkt uit de lagere dichtheden op grotere diepten en de grotere mossels zijn op een diepte tussen 10 en 12.5 m minder fit dan in de ondiepere zones. De mosselschelpen zelf vormen een geschikt substraat, waardoor ze wellicht toch, langzaam naar diepere delen kunnen migreren. De periodiek lage zuurstofconcentraties nabij het sediment kunnen echter een doorslaggevend beperkende factor blijken te zijn om dieper te migreren.
2. Komen de algen wel bij de mossels? Is de ruimtelijke verdeling van de mossels ten opzichte van die van de algen optimaal?
  - a. Blauwalgen kunnen hoog in de waterkolom blijven door hun lage soortelijke massa. Ze hebben ook een dagelijkse cyclus van verticale migratie en die kan oplopen tot 5-8 m diepte. Dat impliceert dat in het areaal dat dieper is dan 8 m – 57% van de plasoppervlakte (Stroom 2016b) – de blauwalgenaanwas niet door de aanwezige mossels kan worden gegeten en op 5-8 m de graasdruk lager zal zijn. Het diepe midden van de plas gedraagt zich in de zomer als een kraamkamer voor algen: water zonder mossels. Alle blauwalgen die daar groeien moeten aan de randen van de plas door de mossels worden opgegeten om de plas helder te houden. De stroming in de plas bepaalt zo mede de effectiviteit van de mossels. Het kan zijn dat deze kraamkamerfunctie dermate sterk is dat onafhankelijk van de mosselpopulatie en bij een volledige invulling van de draagkracht de plas toch niet aan de KRW- en/of ZWR-normen kan voldoen.
  - b. Het maakt uit of de draagkracht met diepe of ondiepe mossels wordt ingevuld. In het hypolimnion (> 10 m diep) maakt op het eerste gezicht de aan- of afwezigheid van mossels waarschijnlijk weinig uit wat betreft directe graas op algen, want de meeste algen zijn vanaf die diepte niet meer levensvatbaar. Echter, de mossels in het hypolimnion (diepe mossels) delen in de gedestratificeerde periode (winter, voorjaar) mee in het dan beschikbare voedsel. Dat kan ten koste gaan van voedsel voor de

mossels in het epilimnion (ondiepe mossels). Dat kan de populatiegrootte van de quagga's in de ondiepe delen beperken. En juist die moeten in het groeiseizoen de algen filtreren. Dat betekent dat het invullen van de draagkracht met diepe mossels nadelig zou zijn om de plas duurzaam helderder te krijgen.

- c. Als de quaggamossels belangrijk blijken te zijn in het verstoren van de overwinteringsstrategie van blauwalgen zijn diepe mosselpopulaties wel van belang, maar daar is nu niets over bekend geworden (zie 7.3).

Het bovenstaande geeft aan dat er sterke aanwijzingen zijn dat de populatiedichtheid nog kan toenemen, maar ook dat de maximale populatie misschien al (bijna) is bereikt. Het kan ook blijken dat de maximaal te realiseren filtratiecapaciteit de plas nooit schoon genoeg kan krijgen vanwege de kraamkamerfunctie van het diepe midden van de plas.

## 14 Maatregelen

### 14.1 KRW: Versterking van de quaggapopulatie

In 13.5 is gebleken dat de draagkracht van de plas voor mossels het waarschijnlijk zal toelaten dat de invloed van de quaggamossels vergroot kan worden, waardoor de verbetering van de waterkwaliteit verder kan doorzetten. Autonome uitbreiding van de populatie diepe mossels lijkt alleen effectief voor de waterkwaliteit als daarmee de overwinteringsstrategie van blauwalgen (op het sediment) gefrustreerd kan worden, maar het is niet bekend in hoeverre dit het geval kan zijn. Als dit niet het geval is kan uitbreiding van de populatie aan diepe mossels zelfs negatief uitpakken voor de waterkwaliteit.

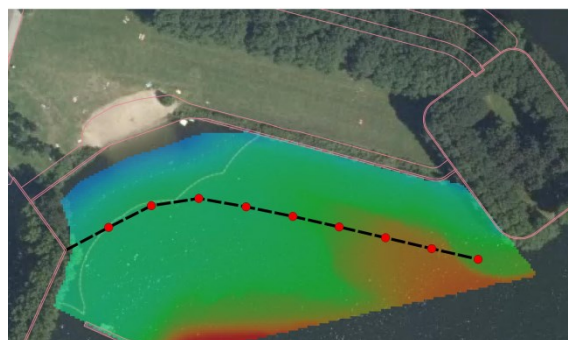
Het centrale diepe deel van de plas kan fungeren als kraamkamer van blauwalgen. Het lijkt dus het effectiefst om de invloed van de mossels centraal, boven de diepe delen van de plas, ondiep, te versterken. Uiteraard is gebrek aan substraat beperkend voor dat deel van de plas. Een maatregel kan zijn om aan drijvers hangend substraat aan te brengen.

Onderzoek is nodig om deze maatregel nader uit te werken (zie 15.1).

### 14.2 ZWR: Quaggafilter

De zwemwaterkwaliteit lift mee met de afname van blauwalgenbloeien. Desalniettemin voldeed ook sinds 2012 de zwemwaterkwaliteit nog niet altijd wat betreft blauwalgen (Stroom 2016a; Stroom 2016b). Opwaaiing door wind levert altijd risico op voor accumulatie van blauwalgen bij de Varkensbaai (de zwemwaterlocatie in de Sloterplas).

Om de kansen op helder water met weinig blauwalgen te vergroten wordt voorgesteld een "quaggafilter" te plaatsen. Dit kan bestaan uit aan drijvers hangende netten waarop zich quaggamossels kunnen vestigen. Deze kunnen parallel aan de oeverzone worden geïnstalleerd. Daarmee wordt de zwemwaterzone door de mosselnetten beschermd. Door wind gedreven horizontaal transport van blauwalgen uit de algenkraamkamer zal het quaggafilter moeten passeren voordat de stranden worden bereikt. De lokale productie van blauwalgen bij de zwemwaterzone kan ook door horizontaal transport in het quaggafilter terechtkomen. Bovendien is dit een geen-spijtnaatregel voor de KRW, omdat ondiep substraat voor mossels wordt toegevoegd.



*Figuur 14-1. Bovenaanzicht van het principe van een quaggafilter bij de Varkensbaai. Bovenin ligt het strand, het filter wordt voorgesteld door de stippellijn.*

en kennis en ervaring worden opgedaan.

Het quaggafilter kan wellicht ook helpen het risico op fecale verontreinigingen te verminderen. Aangetoond is dat zebramosse onder andere de bacterie *Escherichia coli* (genormeerd binnen de ZWR) en een aantal fecale virussen effectief kunnen verwijderen (Silverman et al. 1995; Mezzanotte et al. 2016). Fecale verontreinigingen die afkomstig zijn van buiten de zwemzone passeren het quaggafilter. Echter, in de Varkensbaai zijn ook bronnen aanwezig die direct van het zwemstrand zelf afkomstig zijn: vogel- en hondenpoep en zwemmers. De hydraulische weerstand van het quaggafilter zorgt voor een bepaalde mate van hydrologische isolatie, waardoor deze lokale verontreiniging wellicht minder gemakkelijk kan worden weggespoeld en dat zou juist de kans op overschrijdingen van de ZWR-normen doen toenemen.

Uit literatuuronderzoek is niet gebleken dat ervaring is opgedaan met een dergelijke toepassing van een quagga-biofilter. Onderzoek is nodig om deze maatregel nader uit te werken (zie 15.2).

## 15 Aanbevelingen

### 15.1 KRW: Voor een betere prognose en onderbouwing maatregelen

Om een betere prognose te kunnen maken van de ontwikkeling van de mosselpopulatie en de aquatische ecologie en om maatregelen te kunnen uitwerken, wordt aanbevolen een aantal zaken te onderzoeken:

1. De draagkracht en de invloed van de ruimtelijke verspreiding van de mosselpopulatie. Hiermee kan een betere prognose worden gemaakt van de potentiële quaggapopulatie en de ecologische waterkwaliteit die daarbij hoort. Deelonderwerpen zijn:
  - a. De graasdruk op blauwalgen inclusief de rol van stikstoflimitatie (onderdrukt *Microcystis*), voedselvoorkeuren en (verticaal) transport van blauwalgen en het effect van quagga's op overwinterende en herkoloniserende blauwalgen.
  - b. De huidige en te verwachten predatiedruk door vogels en vis op de quaggamossels. Aanbevolen wordt om de geplande visstandopname in 2016 en de ruwe data van Sovon voor de watervogels te gebruiken, indien nodig aangevuld met extra waarnemingen. Zo kan op basis van beter literatuuronderzoek naar de dagelijkse voedselinname de predatiedruk op quaggamossels worden berekend.
  - c. De potentiële verticale verspreiding. Uitgezocht kan worden of de quagga's in hun verticale verspreiding worden geremd door substraat (toename van slib), door zuurstofgebrek of door iets anders. De beelden van de onderwaterdrone komen niet helemaal overeen met de resultaten van de steekmonsters. Aanbevolen wordt te onderzoeken in hoeverre zich mossels op grotere diepte bevinden, bijvoorbeeld door systematischer met een onderwaterdrone de plas te verkennen.
  - d. De invloed van het diepe midden van de plas als kraamkamer voor (blauw)algen. De verhouding tussen de arealen van de kraamkamer (algenproductie) en de randen van de plas (graasdruk door mossels) bepaalt mede de effecten van de mossels op de totale waterkwaliteit.
  - e. De actuele populatieveranderingen. Aanbevolen wordt de komende jaren jaarlijks de populatie te bepalen. Vanwege de onzekerheid over de vraag of die populatie zal toe- of afnemen zal dit waardevolle informatie opleveren, onder andere over de fitheid.
  - f. De fitheid. Om de fitheid van de populatie verder uit te werken kunnen het biovolume en de biomassa in verhouding tot de schelplengte worden bepaald. Aanbevolen wordt dit per lengteklasse en diepteklasse verder uit te werken en te vergelijken met literatuur.
2. De invloed van mossels op vegetatie. Quaggamossels met hoge dichtheden zouden met waterplanten om de beschikbare ruimte kunnen concurreren. Dit zou kunnen leiden tot het verdringen van waterplanten of nog andere onbekende interacties.
3. Het mechanisme achter de snelle omslag van blauwalgenrijk en troebel naar helderder water. Dit heeft in één jaar plaatsgevonden. Dit lijkt sterk op een alternatieve stabiele toestand zoals bekend is van ondiepe wateren. Onderzocht kan worden wat het mechanisme hierachter is. Dit is van belang om te weten

omdat dan wellicht ook duidelijker zal worden of de plas ook onverwacht snel kan terugvallen naar blauwalgenrijk en troebel.

4. Optimaal substraat. Er zijn verschillende materialen mogelijk als substraat voor mossels. Om maatregelen te kunnen uitwerken is het nodig om te onderzoeken welk substraat het meest kosteneffectief is.
5. Het kolonisatiejaar van quagga's in de Sloterplas. De mosselpopulatie zal zich waarschijnlijk hebben opgebouwd vanaf 2007 of later. Om in te schatten of de populatie zich nog verder zal uitbreiden, is de koloniseringsdatum van belang. Deze kan bijvoorbeeld met gedateerde onderwaterbeelden van duikers wellicht nader worden bepaald. Dit levert kennis op van de verspreidingssnelheid van de mossels, de invloed daarvan op de waterkwaliteit en de effectiviteit van het begrazen van blauwalgen.

## **15.2 ZWR: Voor de Varkensbaai**

6. Aanbevolen wordt te onderzoeken hoe door middel van mosselnetten het areaal voor de quaggamossel kan worden versterkt. Bijvoorbeeld om de zwemwaterlocatie Varkensbaai met dergelijke netten te kunnen beschermen. De uitvoering van een dergelijk quaggafilter is, voor zover bekend, nieuw. Het lijkt een zinnige optie, maar er zijn nog onderzoeksvragen wat betreft de uitvoering en de effectiviteit. Dit quagga-biofilter moet genoeg water doorlaten, maar ook een hoge filtratiecapaciteit bezitten. Dat stelt dus eisen aan substraat die niet te veel, maar ook niet te weinig mossels moet gaan huisvesten. In een 3D-modelanalyse kunnen de hydraulische aspecten van het quaggafilter integraal worden doorgerekend met de filtratiecapaciteit van mossels. Verder kan worden onderzocht wat de effecten zijn van het quaggafilter op fecale verontreinigingen.

## Referenties

- Ackerman JD (1999) Effect of velocity on the filter feeding of dreissenid mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*): implications for trophic dynamics. *Can J Fish Aquat Sci* 56:1551–1561. doi: 10.1139/f99-079
- Aldridge DC (2013) Preparing for the quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in Great Britain. Cambridge Environmental Consulting
- Araujo R, Valladolid M, Gómez I (2010) Life cycle and density of a newcomer population of zebra mussels in the Ebro River, Spain. In: van der Velde G (ed) *The zebra mussel in Europe*. Backhuys Publishers, Margraf Publishers, Leiden, The Netherlands; Weikersheim, Germany, pp 183–190
- Arnott DL, Vanni MJ (1996) Nitrogen and phosphorus recycling by the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in the western basin of Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53:646–659.
- AT5 (2013) Quagga-mossel domineert Amsterdamse grachten. In: You Tube. [http://www.youtube.com/watch?v=zjnPGtPH0jU&feature=youtube\\_gdata\\_player](http://www.youtube.com/watch?v=zjnPGtPH0jU&feature=youtube_gdata_player). Accessed 16 Jun 2014
- Baldwin BS, Mayer MS, Dayton J, Pau N, Mendilla J, Sullivan M, Moore A, Ma A, Mills EL (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. doi: 10.1139/f02-043
- Beekey MA, McCabe DJ, Marsden JE (2004) Zebra mussels affect benthic predator foraging success and habitat choice on soft sediments. *Oecologia* 141:164–170. doi: 10.1007/s00442-004-1632-1
- Beemster J (2011) Geohydrologisch onderzoek Slotterplas; CONCEPT. Waternet, Amsterdam
- Benson A (2010) Species at a glance; Zebra and Quagga Mussels.
- Bierman Jr. VJ, Kaur J, Depinto JV, Feist TJ, Dilks DW (2005) Modeling the Role of Zebra Mussels in the Proliferation of Blue-green Algae in Saginaw Bay, Lake Huron. *Journal of Great Lakes Research* 31:32–55. doi: 10.1016/S0380-1330(05)70236-7
- bij de Vaate A, Jansen EA (2012) De dichtheid van driehoeks- en quaggamosselen in het IJsselmeer: resultaten van een gebiedsdekkende kartering uitgevoerd in 2012. Waterfauna Hydrobiologisch Adviesbureau, Lelystad
- bij de Vaate A, van der Velde G, Leuven RSE., Heiler KCM (2013) Spread of the Quagga Mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in Western Europe. In: Nalepa TF, Schloesser DW (eds) *Quagga and Zebra Mussels*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp 83–92
- Bootsma HA, Liao Q (2013) Nutrient Cycling by Dreissenid Mussels. In: Nalepa TF, Schloesser DW (eds) *Quagga and Zebra Mussels*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp 555–574



- Bormans M, Sherman BS, Webster IT (1999) Is buoyancy regulation in cyanobacteria an adaptation to exploit separation of light and nutrients? *Mar Freshwater Res* 50:897–906.
- Claxton WT, Wilson AB, Mackie GL, Boulding EG (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.
- Cobb SE, Watzin MC (2002) Zebra mussel colonies and yellow perch foraging: spatial complexity, refuges, and resource enhancement. *Journal of Great Lakes Research* 28:256–263. doi: 10.1016/S0380-1330(02)70581-9
- Colomer M, Margalida A, Valencia L, Palau A (2014) Application of a computational model for complex fluvial ecosystems: The population dynamics of zebra mussel *Dreissena polymorpha* as a case study. *Ecological Complexity* 20:116–126. doi: 10.1016/j.ecocom.2014.09.006
- Cope WG (2006) Population dynamics of zebra mussels *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) during the initial invasion of the upper Mississippi river, USA. *Journal of Molluscan Studies* 72:179–188. doi: 10.1093/mollus/eyi063
- Czarnołęski M, Müller T (2013) Antipredator Strategy of Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*). In: Nalepa TF, Schloesser DW (eds) *Quagga and Zebra Mussels*, 2nd edn. CRC Press, Boca Raton, FL, pp 345–358
- de Hoop L, Collas FPL, Matthews J, Van der Velde G, Leuven RSEW (2015) Risicoanalyse en uitzetcriteria voor de uitheemse quaggamossel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in Nederland. Radboud Universiteit Nijmegen, Nijmegen
- de Leeuw JJ (1997) Demanding divers; Ecological energetics of food exploitation by diving ducks. Dissertation, University of Groningen
- de Leeuw JJ, van Eerden MR, Visser GH (1999) Wintering Tufted Ducks *Aythya fuligula* diving for zebra mussels *Dreissena polymorpha* balance feeding costs within narrow margins of their energy budget. *Journal of Avian Biology* 30:182–192. doi: 10.2307/3677128
- Diggins TP (2001) A Seasonal Comparison of Suspended Sediment Filtration by Quagga (*Dreissena bugensis*) and Zebra (*D. polymorpha*) Mussels. *Journal of Great Lakes Research* 27:457–466.
- Diggins TP, Kaur J, Chakraborti RK, DePinto JV (2002) Diet choice by the exotic round goby (*Neogobius melanostomus*) as influenced by prey motility and environmental complexity. *Journal of Great Lakes Research* 28:411–420. doi: 10.1016/S0380-1330(02)70594-7
- Dionisio Pires LM, Bontes BM, Van Donk E, Ibelings BW (2005) Grazing on colonial and filamentous, toxic and non-toxic cyanobacteria by the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Journal of Plankton Research* 27:331–339. doi: 10.1093/plankt/fbi008
- Dionisio Pires LM, Jonker RR, Van Donk E, Laanbroek HJ (2004) Selective grazing by adults and larvae of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): application of flow cytometry to natural seston. *Freshwater Biology* 49:116–126. doi: 10.1046/j.1365-2426.2003.01173.x

- Dokulil M, Teubner K (2000) Cyanobacterial dominance in lakes. *Hydrobiologia* 438:1–12. doi: 10.1023/A:1004155810302
- Elliott P, Aldridge DC, Moggridge GD (2008) Zebra mussel filtration and its potential uses in industrial water treatment. *Water Research* 42:1664–1674. doi: 10.1016/j.watres.2007.10.020
- Everards K (1978) Biologische, chemische en fysische waarnemingen in de Slotterplas 1975-1976; Deel I. Gemeentelijk Centraal Milieulaboratorium, Amsterdam
- Fagan TM (2011) Dissolved oxygen tolerances of post-veliger dreissenids. Master, Bowling Green State University
- Fahnenstiel G, Pothoven S, Vanderploeg H, Klarer D, Nalepa T, Scavia D (2010) Recent changes in primary production and phytoplankton in the offshore region of southeastern Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research* 36:20–29. doi: 10.1016/j.jglr.2010.03.009
- Fanslow DL, Nalepa TF, Lang GA (1995) Filtration rates of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on natural seston from Saginaw Bay, Lake Huron. *Journal of Great Lakes Research* 21:489–500. doi: 10.1016/S0380-1330(95)71061-9
- Fenske C, Zaiko A, Wozniczka A, Dahlke S, Orlova MI (2013) Variation in Length-Frequency Distributions of Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) within and between Three Baltic Sea Subregions; Szczecin Lagoon, Curonian Lagoon, and Gulf of Finland. In: Nalepa TF, Schloesser DW (eds) *Quagga and Zebra Mussels*, 2nd edn. CRC Press, Boca Raton, FL, pp 725–740
- Ferber LR, Levine SN, Lini A, Livingston GP (2004) Do cyanobacteria dominate in eutrophic lakes because they fix atmospheric nitrogen? *Freshwater Biology* 49:690–708. doi: 10.1111/j.1365-2427.2004.01218.x
- Finlay K, Patoine A, Donald DB, Bogard MJ, Leavitt PR (2010) Experimental evidence that pollution with urea can degrade water quality in phosphorus-rich lakes of the Northern Great Plains. *Limnology and Oceanography* 55:1213–1230. doi: 10.4319/lo.2010.55.3.1213
- Fishman DB, Adlerstein SA, Vanderploeg HA, Fahnenstiel GL, Scavia D (2009) Causes of phytoplankton changes in Saginaw Bay, Lake Huron, during the zebra mussel invasion. *Journal of Great Lakes Research* 35:482–495. doi: 10.1016/j.jglr.2009.08.003
- French JRP (1993) How well can fishes prey on zebra mussels in eastern North America? *Fisheries* 18:13–19. doi: 10.1577/1548-8446(1993)018<0013:HWCFPO>2.0.CO;2
- Garton DW, McMahon R, Stoeckmann AM (2013) Limiting Environmental Factors and Competitive Interactions between Zebra and Quagga Mussels in North America. In: Nalepa TF, Schloesser DW (eds) *Quagga and Zebra Mussels*, 2nd edn. CRC Press, Boca Raton, FL, pp 383–402
- González MJ, Downing A (1999) Mechanisms underlying amphipod responses to zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion and implications for fish-amphipod interactions. *Can J Fish Aquat Sci* 56:679–685. doi: 10.1139/f98-211

- Greene S, McElarney YR, Taylor D (2015) Water quality effects following establishment of the invasive *Dreissena polymorpha* (Pallas) in a shallow eutrophic lake: implications for pollution mitigation measures. *Hydrobiologia* 743:237–253. doi: 10.1007/s10750-014-2041-z
- Hamilton DJ, Ankney CD, Bailey RC (1994) Predation of Zebra Mussels by Diving Ducks: An Enclosure Study. *Ecology* 75:521. doi: 10.2307/1939555
- Hecky RE, Smith REH, Barton DR, Guildford SJ, Taylor WD, Charlton MN, Howell T (2004) The nearshore phosphorus shunt: a consequence of ecosystem engineering by dreissenids in the Laurentian Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61:1285–1293. doi: 10.1139/f04-065
- Higgins SN, Vander Zanden MJ (2010) What a difference a species makes: a meta-analysis of dreissenid mussel impacts on freshwater ecosystems. *Ecological Monographs* 80:179–196.
- Higgins SN, Vander Zanden MJ, Joppa LN, Vadeboncoeur Y (2011) The effect of dreissenid invasions on chlorophyll and the chlorophyll : total phosphorus ratio in north-temperate lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 68:319–329. doi: 10.1139/F10-134
- Horgan MJ, Mills EL (1997) Clearance rates and filtering activity of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): implications for freshwater lakes. *Can J Fish Aquat Sci* 54:249–255. doi: 10.1139/f96-276
- Hornman M, Hustings F, Koffijberg K, Klaassen O, van Winden E, Sovon Ganzenen Zwanenwerkgroep, Soldaat L (2015) Watervogels in Nederland in 2013/2014. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen
- Huber AL (1984) *Nodularia* (Cyanobacteriaceae) akinetes in the sediments of the Peel-Harvey Estuary, Western Australia: potential inoculum source for *Nodularia* blooms. *Applied and environmental microbiology* 47:234–238.
- Imai H, Chang K-H, Kusaba M, Nakano S -i. (2008) Temperature-dependent dominance of *Microcystis* (Cyanophyceae) species: *M. aeruginosa* and *M. wesenbergii*. *Journal of Plankton Research* 31:171–178. doi: 10.1093/plankt/fbn110
- Janse JH, Scheffer M, Lijklema L, van Liere L, Sloot JS, Mooij WM (2010) Estimating the critical phosphorus loading of shallow lakes with the ecosystem model PCLake: Sensitivity, calibration and uncertainty. *Ecological Modelling* 221:654–665. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2009.07.023
- Jeppesen E, Peder Jensen J, Søndergaard M, Lauridsen T, Landkildehus F (2000) Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater biology* 45:201–218.
- Johengen TH, Vanderploeg HA, Liebig JR (2013) Effects of Algal Composition, Seston Stoichiometry, and Feeding Rate on Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) Nutrient Excretion in Two Laurentian Great Lakes. In: Nalepa TF, Schloesser DW (eds) *Quagga and Zebra Mussels*, 2nd edn. CRC Press, Boca Raton, FL, pp 445–460
- Jöhnk KD, Huisman J, Sharples J, Sommeijer B, Visser PM, Stroom JM (2008) Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Global Change Biology* 14:495–512.

- Jørgensen C, Kørboe T, Møhlenberg F, Riisgård H (1984) Ciliary and mucus-net filter feeding, with special reference to fluid mechanical characteristics. *Marine Ecology Progress Series* 15:283–292. doi: 10.3354/meps015283
- Kalchauer I, Mutzner P, Hirsch P, Burkhardt-Holm P (2013) Arrival of round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) and bighead goby *Ponticola kessleri* (Günther, 1861) in the High Rhine (Switzerland). *BioInvasions Records* 2:79–83. doi: 10.3391/bir.2013.2.1.14
- Kaplan-Levy R, Hadas O, Summers M, Rücker J, Sukenik A (2010) Akinetes: Dormant Cells of Cyanobacteria. In: Lubzens E, Cerda J, Clark M (eds) *Dormancy and Resistance in Harsh Environments*. Springer Berlin Heidelberg, pp 5–27
- Karatayev A, Burlakova LE, Padilla DK (2013) General Overview of Zebra and Quagga Mussels; What We Do and Do Not Know. In: Nalepa TF, Schloesser DW (eds) *Quagga and Zebra Mussels*, 2nd edn. CRC Press, Boca Raton, FL, pp 695–704
- Karatayev AY, Boltovskoy D, Burlakova LE, Padilla DK (2015) Parallels and Contrasts Between *Limnoperna fortunei* and Species of *Dreissena*. In: Boltovskoy D (ed) *Limnoperna Fortunei*. Springer International Publishing, pp 261–297
- Karatayev AY, Burlakova LE, Mastitsky SE, Padilla DK, Mills EL (2011) Contrasting Rates of Spread of Two Congeners, *Dreissena polymorpha* and *Dreissena Rostriformis Bugensis*, at Different Spatial Scales. *Journal of Shellfish Research* 30:923–931. doi: 10.2983/035.030.0334
- Karatayev AY, Burlakova LE, Padilla DK (2014) Zebra versus quagga mussels: a review of their spread, population dynamics, and ecosystem impacts. *Hydrobiologia* 746:97–112. doi: 10.1007/s10750-014-1901-x
- Kemper JH, Vis H (2011) Sonaronderzoek naar de visstand in de Sloter- en Gaasperplas, januari 2011. *VisAdvies BV, Nieuwegein*
- Knoll LB, Sarnelle O, Hamilton SK, Kissman CEH, Wilson AE, Rose JB, Morgan MR (2008) Invasive zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) increase cyanobacterial toxin concentrations in low-nutrient lakes. *Can J Fish Aquat Sci* 65:448–455. doi: 10.1139/f07-181
- Kobak J, Kakareko T (2009) Attachment strength, aggregation and movement of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*, *Bivalvia*) in the presence of potential predators. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie* 174:193–204. doi: 10.1127/1863-9135/2009/0174-0193
- Le TTY, Leuven RSEW, Hendriks AJ (2011) Modeling metal bioaccumulation in the invasive mussels *Dreissena polymorpha* and *Dreissena rostriformis bugensis* in the rivers Rhine and Meuse. *Environmental Toxicology and Chemistry* 30:2825–2830. doi: 10.1002/etc.685
- Lee D-Y, Rhee G-Y (1999) Kinetics of growth and death in *Anabaena flos-aquae* (cyanobacteria) under light limitation and supersaturation. *Journal of Phycology* 35:700–709. doi: 10.1046/j.1529-8817.1999.3540700.x
- Lei J, Payne BS, Wang SY (1996) Filtration dynamics of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53:29–37.

- Lewandowski K, Stanczykowska A (2013) Summary of Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) in Polish Lakes over the Past 50 Years with Emphasis on the Masurian Lakes (Northeastern Poland). In: Nalepa TF, Schloesser DW (eds) *Quagga and Zebra Mussels*, 2nd edn. CRC Press, Boca Raton, FL, pp 103–114
- Lewis WM, Wurtsbaugh WA (2008) Control of Lacustrine Phytoplankton by Nutrients: Erosion of the Phosphorus Paradigm. *International Review of Hydrobiology* 93:446–465. doi: 10.1002/iroh.200811065
- Lürling M, Tolman Y (2014) Beating the blues: Is there any music in fighting cyanobacteria with ultrasound? *Water Research* 66:361–373. doi: 10.1016/j.watres.2014.08.043
- MacIsaac HJ (1994) Size-Selective Predation on Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) by Crayfish (*Orconectes propinquus*). *Journal of the North American Benthological Society* 13:206–216. doi: 10.2307/1467239
- MacIsaac HJ, Sprules G, Johannson OE, Leach JH (1992) Filtering impacts of larval and sessile zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in western Lake Erie. *Oecologia* 92:30–39. doi: 10.1007/BF00317259
- Mackie GL, Gibbons WN, Muncaster BW, Gray IM (1989) *The Zebra mussel, Dreissena polymorpha: a synthesis of European experiences and a preview for North America*. Ontario Ministry of the Environment, Ottawa
- Mandemakers J (2013) *The impact of suspended sediments and phosphorous scarcity on zebra mussel and quagga mussel growth*. Master, Utrecht University
- Marchowski D, Jankowiak Ł, Wysocki D (2016) Newly demonstrated foraging method of Herring Gulls and Mew Gulls with benthivorous diving ducks during the nonbreeding period. *The Auk* 133:31–40. doi: 10.1642/AUK-15-62.1
- Marsden JE, Charlebois P, Wolfe K, Jude DJ, Rudnicka S (1996) *The round goby (Neogobius melanostomus): a review of European and North American literature; with Notes from the Round Goby Conference, Chicago, 1996*. University of Illinois, Center for Aquatic Ecology, Chicago
- Martin GW, Corkum LD (1994) Predation of zebra mussels by crayfish. *Can J Zool* 72:1867–1871. doi: 10.1139/z94-254
- Mastitsky S, Wong D (2015) Datasheet report for *Dreissena rostriformis bugensis* (quagga mussel). In: *Invasive Species Compendium*. CABI, Wallingford, UK,
- Matthews J, Van der Velde G, bij de Vaate A, Collas FPL, Koopman KR, Leuven RSEW (2014) Rapid range expansion of the invasive quagga mussel in relation to zebra mussel presence in The Netherlands and Western Europe. *Biol Invasions* 16:23–42. doi: 10.1007/s10530-013-0498-8
- Matthews J, van der Velde G, bij de Vaate A, Leuven RSEW (2012) Key factors for spread, impact and management of Quagga mussels in the Netherlands.
- Mayer CM, Burlakova LE, Eklöv P, Fitzgerald D, Karatayev AY, Ludsins SA, Millard S, Mills EL, Ostapenya AP, Rudstam LG, Zhu B, Zhukova TV (2013) *Benthification of Freshwater Lakes; Exotic Mussels Turning Ecosystems*

Upside Down. In: Nalepa TF, Schloesser DW (eds) Quagga and Zebra Mussels. CRC Press, Boca Raton, FL, pp 575–585

- McMahon RF (1996) The physiological ecology of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in North America and Europe. *American zoologist* 36:339–363.
- Mezzanotte V, Marazzi F, Bissa M, Pacchioni S, Binelli A, Parolini M, Magni S, Ruggeri FM, De Giuli Morghen C, Zanotto C, Radaelli A (2016) Removal of enteric viruses and *Escherichia coli* from municipal treated effluent by zebra mussels. *Science of The Total Environment* 539:395–400. doi: 10.1016/j.scitotenv.2015.09.007
- Mitchell MJ, Mills EL, Idrisi N, Michener R (1996) Stable isotopes of nitrogen and carbon in an aquatic food web recently invaded by (*Dreissena polymorpha*) (Pallas). *Can J Fish Aquat Sci* 53:1445–1450. doi: 10.1139/f96-053
- Molloy DP, bij de Vaate A, Wilke T, Giamberini L (2007) Discovery of *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov 1897) in Western Europe. *Biological Invasions* 9:871–874. doi: 10.1007/s10530-006-9078-5
- Molloy DP, Karatayev AY, Burlakova LE, Kurandina DP, Laruelle F (1997) Natural enemies of zebra mussels: Predators, parasites, and ecological competitors. *Reviews in Fisheries Science* 5:27–97. doi: 10.1080/10641269709388593
- Moss B, Jeppesen E, Søndergaard M, Lauridsen T, Liu Z (2013) Nitrogen, macrophytes, shallow lakes and nutrient limitation: resolution of a current controversy? *Hydrobiologia* 710:3–21. doi: 10.1007/s10750-012-1033-0
- Naddafi R, Rudstam LG (2014) Predation on invasive zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, by pumpkinseed sunfish, rusty crayfish, and round goby. *Hydrobiologia* 721:107–115. doi: 10.1007/s10750-013-1653-z
- Nagelkerke L, Sibbing FA (1996) Efficiency of feeding on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) by common bream (*Abramis brama*), white bream (*Blicca bjoerkna*), and roach (*Rutilus rutilus*): the effects of morphology and behavior. *Can J Fish Aquat Sci* 53:2847–2861. doi: 10.1139/f96-229
- Nalepa TF (2010) An Overview of the Spread, Distribution, and Ecological Impacts of the Quagga Mussel, *Dreissena rostriformis bugensis*, with Possible Implications to the Colorado River System.
- Nalepa TF, Fahnenstiel GL (1995) *Dreissena polymorpha* in the Saginaw Bay, Lake Huron ecosystem: overview and perspective. *Journal of Great Lakes Research* 21:411–416.
- Nalepa TF, Fanslow DL, Pothoven SA (2010) Recent changes in density, biomass, recruitment, size structure, and nutritional state of *Dreissena* populations in southern Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research* 36:5–19. doi: 10.1016/j.jglr.2010.03.013
- Noordhuis R, Groot S, Dionisio Pires M, Maarse M (2014) Wetenschappelijk eindadvies ANT-IJsselmeergebied; Vijf jaar studie naar kansen voor het ecosysteem van het IJsselmeer, Markermeer en IJmeer met het oog op de Natura-2000 doelen. Deltares, Delft

- Noordhuis R, van Zuidam BG, Peeters ETHM, Geest GJ (2015) Further improvements in water quality of the Dutch Borderlakes: two types of clear states at different nutrient levels. *Aquatic Ecology* 1–19. doi: 10.1007/s10452-015-9521-8
- Orlova MI, Therriault TW, Antonov PI, Shcherbina GK (2005) Invasion ecology of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*): a review of evolutionary and phylogenetic impacts. *Aquatic Ecology* 39:401–418. doi: 10.1007/s10452-005-9010-6
- Paerl HW, Hall NS, Calandrino ES (2011) Controlling harmful cyanobacterial blooms in a world experiencing anthropogenic and climatic-induced change. *Science of the Total Environment* 409:1739–1745. doi: 10.1016/j.scitotenv.2011.02.001
- Pontius RA (2000) The impact of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on pelagic food webs. Dissertation, The Ohio State University
- Quinn A, Gallardo B, Aldridge DC (2014) Quantifying the ecological niche overlap between two interacting invasive species: the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) and the quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24:324–337. doi: 10.1002/aqc.2414
- Raikow DF, Sarnelle O, Wilson AE, Hamilton SK, others (2004) Dominance of the noxious cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in low-nutrient lakes is associated with exotic zebra mussels. *Limnology and Oceanography* 49:482–487.
- Ray WJ, Corkum LD (1997) Predation of zebra mussels by round gobies, *Neogobius melanostomus*. *Environmental Biology of Fishes* 50:267–273.
- Reeders HH, bij de Vaate A (1990) Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): a new perspective for water quality management. *Hydrobiologia* 200:437–450. doi: 10.1007/BF02530361
- Reynolds CS, Wiseman SW (1982) Sinking losses of phytoplankton in closed limnetic systems. *Journal of Plankton Research* 4:489–522. doi: 10.1093/plankt/4.3.489
- Ricciardi A, Whoriskey FG (2004) Exotic species replacement: shifting dominance of dreissenid mussels in the Soulanges Canal, upper St. Lawrence River, Canada. *Journal of the North American Benthological Society* 23:507–514. doi: 10.1899/0887-3593(2004)023<0507:ESRSDO>2.0.CO;2
- Roe SL, MacIsaac HJ (1997) Deepwater population structure and reproductive state of quagga mussels (*Dreissena bugensis*) in Lake Erie. *Can J Fish Aquat Sci* 54:2428–2433. doi: 10.1139/f97-151
- Rosenberg G, Ludyanskiy ML (1994) A Nomenclatural Review of *Dreissena* (Bivalvia: Dreissenidae), with Identification of the Quagga Mussel as *Dreissena bugensis*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51:1474–1484. doi: 10.1139/f94-147
- Scheffer M (2004) *Ecology of shallow lakes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London

- Scheffer M (1990) Multiplicity of stable states in freshwater systems. *Hydrobiologia* 200–201:475–486. doi: 10.1007/BF02530365
- Scheffer M, Hosper SH, Meijer M-L, Moss B, Jeppesen E (1993) Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution* 8:275–279. doi: 10.1016/0169-5347(93)90254-M
- Shimoda Y, Arhonditsis GB (2016) Phytoplankton functional type modelling: Running before we can walk? A critical evaluation of the current state of knowledge. *Ecological Modelling* 320:29–43. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2015.08.029
- Silverman H, Achberger EC, Lynn JW, Dietz TH (1995) Filtration and Utilization of Laboratory-Cultured Bacteria by *Dreissena polymorpha*, *Corbicula fluminea*, and *Carunculina texasensis*. *Biological Bulletin* 189:308–319. doi: 10.2307/1542148
- Smit H, bij de Vaate A, Fioole A (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.
- Soes DM, Broeckx PB (2014) KRW-visstandbemonstering in 't Joppe, Kagerplassen en Spaarne, Mooie Nel en Liede; Hoogheemraadschap van Rijnland 2013. Bureau Waardenburg bv; Ecologie en landschap, Culemborg
- Sousa R, Novais A, Costa R, Strayer DL (2014) Invasive bivalves in fresh waters: impacts from individuals to ecosystems and possible control strategies. *Hydrobiologia* 735:233–251. doi: 10.1007/s10750-012-1409-1
- Sprung M, Rose U (1988) Influence of food size and food quantity on the feeding of the mussel *Dreissena polymorpha*. *Oecologia* 77:526–532.
- Stepien CA, Grigorovich IA, Gray MA, Sullivan TJ, Yerga-Woolwine S, Kalayci G (2013) Evolutionary, Biogeographic, and Population Genetic Relationships of Dreissenid Mussels, with Revision of Component Taxa. In: Nalepa TF, Schloesser DW (eds) *Quagga and Zebra Mussels*, 2nd edn. CRC Press, Boca Raton, FL, pp 403–444
- Stoeckmann A (2003) Physiological energetics of Lake Erie dreissenid mussels: a basis for the displacement of *Dreissena polymorpha* by *Dreissena bugensis*. *Can J Fish Aquat Sci* 60:126–134. doi: 10.1139/f03-005
- Stroom JM (2016a) Sloterplas: Systeemanalyse, blauwalgbestrijding en maatregelen KRW - Hoofdrapport. Waternet, Amsterdam
- Stroom JM (2016b) Sloterplas: Systeemanalyse, blauwalgbestrijding en maatregelen KRW - Achtergrondrapport. Waternet, Amsterdam
- Stroom JM (2016c) Spiegel- en Blijkpolderplas: mosselmonitoring en beknopte systeemanalyse. Waternet, Amsterdam
- Tang H, Vanderploeg HA, Johengen TH, Liebig JR (2014) Quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) selective feeding of phytoplankton in Saginaw Bay. *Journal of Great Lakes Research* 40:83–94. doi: 10.1016/j.jglr.2013.11.011



- Tempelman D (2007) KRW-macrofaunabemonstering in de waterlichamen van Waternet; Onderzoeksjaren 2005 - 2006. Grontmij | AquaSense, Amsterdam
- Therriault TW, Weise AM, Higgins SN, Guo Y, Duhaime J (2013) Risk Assessment for Three Dreissenid Mussels (*Dreissena Polymorpha*, *Dreissena Rostriformis Bugensis*, and *Mytilopsis Leucophaeata*) in Canadian Freshwater Ecosystems: Évaluation Des Risques Posés Par Trois Espèces de Moules Dreissénidées (*Dreissena Polymorpha*, *Dreissena Rostriformis Bugensis* Et *Mytilopsis Leucophaeata*) Dans Les Écosystèmes D'eau Douce Au Canada. Fisheries and Oceans Canada, Science
- Tilman D (1986) Resources, competition and the dynamics of plant communities. *Plant ecology* 51–75.
- Tilman D, Kilham SS, Kilham P (1982) Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients. *Annual Review of Ecology and Systematics* 349–372.
- URL: ETI BioInformatics SoortenBank.nl; Dieren, planten en paddestoelen in Nederland. In: SoortenBank.nl. <http://www.soortenbank.nl/>. Accessed 25 Mar 2016
- van Beek G (2006) The round goby *Neogobius melanostomus* first recorded in the Netherlands. *Aquatic Invasions* 1:42–43. doi: 10.3391/ai.2006.1.1.10
- van Beek GCW (2005) Zwartbekgrondel : een nieuwe invasieve vissoort voor Nederland? *De levende natuur* 106:170–171.
- van Emmerik W (2015) *Vis & Water; Soortprofiel Zwartbekgrondel.*
- van Nes EH, Noordhuis R, Lammens EHHR, Portielje R, Reeze B, Peeters ETHM (2008) Modelling the effects of diving ducks on zebra mussels *Dreissena polymorpha* in lakes. *Ecological Modelling* 211:481–490. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2007.10.001
- Vanderploeg HA, Johengen TH, Liebig JR (2009) Feedback between zebra mussel selective feeding and algal composition affects mussel condition: did the regime changer pay a price for its success? *Freshwater Biology* 54:47–63. doi: 10.1111/j.1365-2427.2008.02091.x
- Vanderploeg HA, Liebig JR, Carmichael WW, Agy MA, Johengen TH, Fahnenstiel GL, Nalepa TF (2001) Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) selective filtration promoted toxic *Microcystis* blooms in Saginaw Bay (Lake Huron) and Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58:1208–1221. doi: 10.1139/cjfas-58-6-1208
- Vanderploeg HA, Liebig JR, Nalepa TF, Fahnenstiel GL, Pothoven SA (2010) *Dreissena* and the disappearance of the spring phytoplankton bloom in Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research* 36:50–59. doi: 10.1016/j.jglr.2010.04.005
- Vanderploeg HA, Nalepa TF, Jude DJ, Mills EL, Holeck KT, Liebig JR, Grigorovich IA, Ojaveer H (2002) Dispersal and emerging ecological impacts of Ponto-Caspian species in the Laurentian Great Lakes. *Can J Fish Aquat Sci* 59:1209–1228. doi: 10.1139/f02-087
- Vanderploeg HA, Wilson AE, Johengen TH, Bressie JD, Sarnelle O, Liebig JR, Robinson SD, Horst GP (2013) Role of Selective Grazing by Dreissenid

Mussels in promoting Toxic Microcystis Blooms and Other Changes in Phytoplankton Composition in the Great Lakes. In: Nalepa TF, Schloesser DW (eds) Quagga and zebra mussels; biology, impacts and control. CRC Press, Boca Raton, FL, pp 509–523

- Vašek M, Všetická L, Roche K, Jurajda P (2014) Diet of two invading gobiid species (*Proterorhinus semilunaris* and *Neogobius melanostomus*) during the breeding and hatching season: No field evidence of extensive predation on fish eggs and fry. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* 46:31–36. doi: 10.1016/j.limno.2013.11.003
- Vernooij S, Koole M (2007) Monitoring van de visstand op acht locaties binnen het beheersgebied van het hoogheemraadschap van Rijnland; 2006. AquaTerra Water en Bodem b.v., Stellendam
- Verspagen JMH, Snelder EOFM, Visser PM, Huisman J, Mur LR, Ibelings BW (2004) Recruitment of benthic *Microcystis* (Cyanophyceae) to the water column: internal buoyancy changes or resuspension? *Journal of Phycology* 40:260–270. doi: 10.1111/j.1529-8817.2004.03174.x
- Visser PM, Passarge J, Mur LR (1997) Modelling vertical migration of the cyanobacterium *Microcystis*. *Hydrobiologia* 349:99–109.
- Wallace BB, Bailey MC, Hamilton DP (2000) Simulation of vertical position of buoyancy regulating *Microcystis aeruginosa* in a shallow eutrophic lake. *Aquatic Sciences* 62:320–333.
- Wallace BB, Hamilton DP (1999) The effect of variations in irradiance on buoyancy regulation in *Microcystis aeruginosa*. *Limnology and Oceanography* 44:273–281.
- White JD, Kaul RB, Knoll LB, Wilson AE, Sarnelle O (2011) Large variation in vulnerability to grazing within a population of the colonial phytoplankter, *Microcystis aeruginosa*. *Limnology and Oceanography* 56:1714–1724.
- White JD, Sarnelle O (2014) Size-structured vulnerability of the colonial cyanobacterium, *Microcystis aeruginosa*, to grazing by zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). *Freshwater Biology* 59:514–525. doi: 10.1111/fwb.12282
- Wilson AE, Wilson WA, Hay ME (2006a) Intraspecific Variation in Growth and Morphology of the Bloom-Forming Cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Applied and Environmental Microbiology* 72:7386–7389. doi: 10.1128/AEM.00834-06
- Wilson KA, Howell ET, Jackson DA (2006b) Replacement of zebra mussels by quagga mussels in the Canadian nearshore of Lake Ontario: the importance of substrate, round goby abundance, and upwelling frequency. *Journal of Great Lakes Research* 32:11–28.
- Wojtal-Frankiewicz A, Frankiewicz P (2011) The impact of pelagic (*Daphnia longispina*) and benthic (*Dreissena polymorpha*) filter feeders on chlorophyll and nutrient concentration. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* 41:191–200. doi: 10.1016/j.limno.2010.09.001
- Zhang H, Culver D, Boegman L (2011) Dreissenids in Lake Erie: an algal filter or a fertilizer? *Aquatic Invasions* 6:175–194. doi: 10.3391/ai.2011.6.2.07

- Zhulidov AV, Kozhara AV, Scherbina GH, Nalepa TF, Protasov A, Afanasiev SA, Pryanichnikova EG, Zhulidov DA, Gurtovaya TY, Pavlov DF (2010) Invasion history, distribution, and relative abundances of *Dreissena bugensis* in the old world: a synthesis of data. *Biological Invasions* 12:1923–1940. doi: 10.1007/s10530-009-9641-y
- Zhulidov AV, Nalepa TF, Kozhara AV, Zhulidov DA, Gurtovaya TY (2006) Recent trends in relative abundance of two dreissenid species, *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in the Lower Don River system, Russia. *Archiv für Hydrobiologie* 165:209–220. doi: 10.1127/0003-9136/2006/0165-0209
- zu Ermgassen PSE, Aldridge DC (2011) Predation by the invasive American signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* Dana, on the invasive zebra mussel, *Dreissena polymorpha* Pallas: the potential for control and facilitation. *Hydrobiologia* 658:303–315. doi: 10.1007/s10750-010-0500-8
- Zuyderduyn C (2013) Macrofauna-onderzoek in 14 waterlichamen van het Waternetgebied in meetnet KRWOM in 2012. Waterproef, Edam
- Zuyderduyn C (2015) Protocol bemonstering en analyse van zoetwatermossels (*Dreissena* & *Corbicula*), in diepe plassen en de bepaling van de lengte, biovolume en biomassa. Waterproef, Edam

## **Bijlagen**

## Bijlage A Effecten van *Dreissena*'s op de waterkwaliteit

Tabel met percentuele afwijkingen van de waterkwaliteit na *Dreissena*-invasie ten opzichte van de oorspronkelijke situatie (Higgins and Vander Zanden 2010)

TABLE 2. Dreissenid mussel impacts (between pre- and post-dreissenid invasion periods) on the biogeochemical parameters and major floral and faunal groups of freshwater ecosystems and enclosure experiments.

Parameter	Lake (all habitats)				Pelagic-profundal				Littoral			
	<i>n</i>	%	SE	<i>P</i>	<i>n</i>	%	SE	<i>P</i>	<i>n</i>	%	SE	<i>P</i>
<b>Biogeochemistry</b>												
Secchi	46	38.5	4.7	<0.001	27	30.7	5.5	<0.001	19	50.5	10.7	<0.001
Turbidity	10	-40.7	21.5	0.025	5	-34.7	21.2	0.178	5	-46.2	23.3	0.118
SS†	21	-39.7	10.8	<0.001	9	-72.2	8.0	<0.001	12	-46.0	10.1	0.001
Alkalinity	6	2.8	24.2	0.902	5	5.8	27.0	0.842				
Chloride	12	-0.8	3.2	0.804	4	0.3	5.5	0.960	8	-1.3	4.1	0.762
DIN	17	7.6	8.1	0.361	8	8.2	16.7	0.637	9	7.0	5.4	0.230
TDN	14	-1.2	6.0	0.839	7	-6.1	10.5	0.584	7	4.0	4.4	0.396
TKN	16	-14.6	9.0	0.088	8	-17.3	15.8	0.311	8	-11.8	3.7	0.015
NO <sub>3</sub>	22	-4.0	21.8	0.837	12	-23.7	30.5	0.452	10	26.4	9.7	0.024
NH <sub>3</sub>	14	-21.0	24.6	0.303	7	6.6	35.7	0.859	7	-41.6	19.0	0.072
SRP	18	-1.8	15.5	0.902	7	39.1	22.6	0.134	11	-21.3	15.7	0.203
TP	42	-19.5	3.8	<0.001	24	-20.8	4.0	<0.001	18	-17.9	5.8	0.006
SiO <sub>2</sub>	16	30.0	13.6	0.058	6	75.6	37.9	0.103	10	8.4	8.8	0.364
Sed. org. C‡									12	93.1	33.7	0.019
<b>Water column flora/fauna</b>												
Chl <i>a</i>	45	-47.3	6.5	<0.001	26	-37.8	8.1	<0.001	19	-58.1	9.5	<0.001
Phytoplankton§	19	-58.5	12.2	<0.001	10	-34.6	15.9	0.057	9	-74.9	12.4	<0.001
Zooplankton	15	-51.3	13.1	0.002	5	-40.1	20.9	0.128	10	-56.1	16.6	0.008
<b>Benthic flora/fauna</b>												
Littoral depth¶									6	39.4	26.4	0.015
Periphyton									4	170.5	95.3	0.037
SAV (% cover)#									7	182.1	155	0.021
Bacteria††									6	2115	879	0.061
Zoobenthos‡‡	15	61.4	38.2	0.130	5	-46.6	34.8	0.066	8	211.7	48.3	0.003
Zoobenthos§§	15	749	220	0.004	5	-11.1	63.5	0.853	8	1976	505	0.006

Note: While dreissenid effects are reported as percentage change, statistical analyses were conducted using a two-tailed *t* test on the population of log response ratio values for each parameter (see *Methods*).

† Some suspended solids (SS) data were derived from turbidity values using a derived empirical relationship between turbidity and SS.

‡ Sediment organic carbon.

§ Phytoplankton biomass estimates from cell counts and biovolume estimates using microscopy.

|| Data reported as change in biomass.

¶ Littoral depth refers to maximum depth colonized by rooted macrophytes.

# SAV refers to submerged aquatic vegetation (macrophytes).

†† Data reported as change in numerical abundance.

‡‡ Biomass of zoobenthos excluding dreissenid mussels. Data for zoobenthos in rivers is for abundance rather than biomass.

§§ Biomass of zoobenthos including dreissenid mussels.

## Bijlage B Zwartbekgrondels

Een volwassen zwartbekgrondel (*Neogobius melanostomus*) wordt ongeveer 22 cm (van Emmerik 2015), 25 cm (Vanderploeg et al. 2002) of tot 30 cm (van Beek 2005). Deze grondels foerageren bij de waterbodem, vooral op weekdieren waaronder zebramosse en kleine kreeftachtigen (Marsden et al. 1996). Uit de uitgebreide literatuurstudie van Marsden et al. blijkt dat:

- weekdieren favoriet voedsel zijn,
- zebramosse geprefereerd worden boven inheemse mosse (*Sphaerium* sp.) en inheemse slakken (*Planorbis* sp.),
- ze 23x hun lichaamsgewicht per jaar eten,
- 36-47 zebramosse per etmaal eten,
- 50-67 zebramosse per etmaal eten (Naddafi and Rudstam 2014)
- 5.4 mosse per uur eten,
- van kleine mosse (<4 mm) >100 per etmaal gegeten worden.

Volgens Vašek et al. (2014) zijn benthische macroinvertebraten (waaronder insectenlarven) favoriet voedsel voor zwartbekgrondels. Vanderploeg et al. (2002) stelt dat dit alleen voor de kleine exemplaren geldt maar dat juist (zebra)mosse preferent voedsel zijn voor de grotere zwartbekgrondels. Ray en Corkum (1997) tonen overtuigend aan dat zwartbekgrondels preferent (58%) zebramosse eten. Meerdere studies geven aan dat de predatiedruk door zwartbekgrondels bepalend zijn voor de grootte van de *Dreissenapopulatie* in de Great Lakes (Karatayev et al. 2014).

Ray en Corkum (1997) vonden ook dat de grotere grondels tot 12.9 mm mosse eten. Naddafi and Rudstam (2014) onderzochten dat zowel de vrij kleine zwartbekgrondels (10 cm) als de wat grotere exemplaren (13 cm), tot 13 mm mossel eten. Vanderploeg et al. (2002) hielden een grens van maximale schelp lengte 10 mm aan voor effectieve predatie door zwartbekgrondels. Dat impliceert dat vanaf die maat (> 10 of > 13 mm) de mosse vrij spel hebben wat betreft predatie door de zwartbekgrondels.

De zwartbekgrondel is in Nederland voor het eerst in 2004 aangetroffen (van Beek 2005; van Beek 2006). De zwartbekgrondel is vrij afhankelijk van uitheems voedsel (Kalchhauser et al. 2013). Dit kan verklaren waarom diens opmars qua timing en route (uit de Zwarte zee via onder andere de Danube) gelijk op loopt met de invasieve toename van de quaggamosse (Kalchhauser et al. 2013; bij de Vaate et al. 2013). Zwartbekgrondels worden steeds meer in gebieden met veel zebra- en quaggamosse gesignaleerd (Vanderploeg et al. 2002). De exotische zwartbekgrondel is een goede prooivisor van beperkte afmetingen, maar in staat andere vissoorten te verdringen zoals donderpad, forel, steur en baarsachtigen, vooral doordat ze vergelijkbare voedselvoorkeuren hebben en ook visselarven en eitjes eten (Diggins et al. 2002; Vanderploeg et al. 2002). Maar de zwartbekgrondel is zelf ook een prooivisor voor soorten zoals snoek, snoekbaars, forel, steur en baars (alleen jonge grondels) (Marsden et al. 1996).

## Bijlage C Potentiële predatoren *Dreissena's*

Tabel C-1. **Vissen** als potentiële predatoren van zebramosse (juveniel en adult, met schelp). Bronnen: 1 - Zhulidov et al. (2006; 2010), 2 - Czarnoleski and Müller (2013), 3 - Molloy et al. (1997).

Latijn	NL	bron
<i>Abramis brama</i>	brasem	1, 3
<i>Acipenser brevirostrum</i>	soort steur	3
<i>Acipenser fulvescens</i>	soort steur	3
<i>Acipenser gueldenstaedti</i>	diamantsteur	3
<i>Acipenser ruthenus</i>	sterlet	1, 3
<i>Alburnus alburnus</i>	alver	3
<i>Anguilla anguilla</i>	paling	3
<i>Aplodinotus grunniens</i>	soort ombervis	3
<i>Blicca bjoerkna</i>	kolblei	1, 3
<i>Carassius carassius</i>	kroeskarper	3
<i>Catostomus commersoni</i>	soort zuigkarper	3
<i>Clupeonella cultriventris</i>	soort haring	3
<i>Coregonus clupeaformis</i>	soort houting (marene)	3
<i>Coregonus lavaretus</i>	grote marene	3
<i>Cyprinus carpio</i>	karper	1, 3
<i>Huso huso</i>	belugasteur (Europese steur)	3
<i>Ictalurus nebulosus</i>	bruine dwergmeerval	3
<i>Lepomis auritus</i>	roodborstzonnebaars	3
<i>Lepomis gibbosus</i>	zonnebaars	2, 3
<i>Leuciscus idus</i>	winde	1, 3
<i>Morone americana</i>	Amerikaanse zeebaars	3
<i>Morone chrysops</i>	witte baars	3
<i>Moxostoma valenciennesi</i>	soort zuigkarper	3
<i>Mylopharyngodon piceus</i>	soort eigenlijke karper	1, 3
<i>Neogobius fluviatilis</i>	Pontische stroomgrondel	3
<i>Neogobius kessleri</i>	kesslers grondel	3
<i>Neogobius melanostomus</i>	zwartbekgrondel	1, 3
<i>Perca flavescens</i>	Amerikaanse gele baars	3
<i>Perca fluviatilis</i>	baars	3
<i>Platichthys flesus</i>	bot	3
<i>Proterorhinus marmoratus</i>	marmelgrondel	3
<i>Rhodeus sericeus</i>	bittervoorn	3
<i>Rutilus rubilio</i>	soort eigenlijke karper	3
<i>Rutilus rutilus</i>	blankvoorn	1, 2, 3
<i>Rutilus heckelii</i>	soort eigenlijke karper	3
<i>Sander vitreus</i>	breedbekbaars	3
<i>Tinca tinca</i>	zeelt	3
<i>Vimba elongata</i>	soort eigenlijke karper	3

Tabel C-2. **Vissen** als potentiële predatoren van zebramosselfs (larven, planktonisch). Uit: Molloy et al. (1997).

<b>Latijn</b>	<b>NL</b>
Blicca bjoerkna (Abramis bjoerkna)	kolblei
Abramis brama	brasem
Alburnus alburnus (Alburnus jucidus)	alver
Alosa aestivalis	soort haring
Alosa pseudoharengu;s	Amerikaanse rivierharing
Chondrostoma nasus	sneep
Dorosoma cepedianum	soort haring
Leuciscus idus	winde
Morone americana	Amerikaanse zeebaars
Osmerus eperlanus	spiering
Osmerus mordax	soort spiering
Perca fluviatilis	baars
Rutilus rutilus	blankvoorn
Scardinius erythrophthalmus	ruisvoorn
Sander lucioperca (Stizostedion lucioperca)	snoekbaars



Tabel C-3. **Vogels** als potentiële predatoren van zebramosse. Uit: 1 - De Leeuw (1997), 2 - Czarnoleski and Müller (2013), 3 - Molloy et al. (1997), 4 - Petrie and Knapton (1999). In **vet** de best gedocumenteerde op Dreissena's foeragerende watervogels volgens Mastitsky en Wong (2015). Dit betreft allen (maar niet alle) duikeenden ([www.soortenbank.nl](http://www.soortenbank.nl)).

Latijn	NL	bron
Anas platyrhynchos	wilde eend	3
Anas strepera	krakeend	3
<b>Aythya affinis</b>	<b>kleine toppereend</b>	3, 4
Aythya americana	Amerikaanse tafeleend	3
Aythya collaris	ringsnaveleend	3
<b>Aythya ferina</b>	<b>tafeleend</b>	1, 2, 3
<b>Aythya fuligula</b>	<b>kuifeend</b>	1, 2, 3
<b>Aythya marila</b>	<b>toppereend</b>	1, 2, 3
Aythya nyroca	witoogeend	3
Aythya valisineria	grote tafeleend	1, 2, 3
Bucephala albeola	buffelkopeend	3, 4
<b>Bucephala clangula</b>	<b>brilduiker</b>	1, 2, 3
Calidris alpina	bonte strandloper	3
Calidris maritima	paarse strandloper	3
Charadrius vociferus	Killdeerplevier	3
Clangula hyemalis	ijseend	3
Cygnus olor	knobbelzwaan	3
Euphagus carolinus	zwarte troepiaal	3
Fulica americana	Amerikaanse meerkoet	3
Fulica atra	meerkoet	1, 2, 3
Gallinula chloropus	waterhoen	3
Larus argentatus	zilvermeeuw	3
Larus canus	stormmeeuw	3
Larus delawarensis	ringsnavelmeeuw	3
Larus ridibundus	kokmeeuw	3
Melanitta fusca	grote zee-eend	3
Melanitta nigra	zwarte zee-eend	3
Melanitta perspicillata	brilzee-eend	3
Mergus merganser	grote zaagbek	3
Mergus serrator	middelste zaagbek	3
Netta rufina	krooneend	3
Podiceps ruficollis	dodaars	3
Somateria mollissima	eidereend	3
Sturnus vulgaris	spreeuw	3

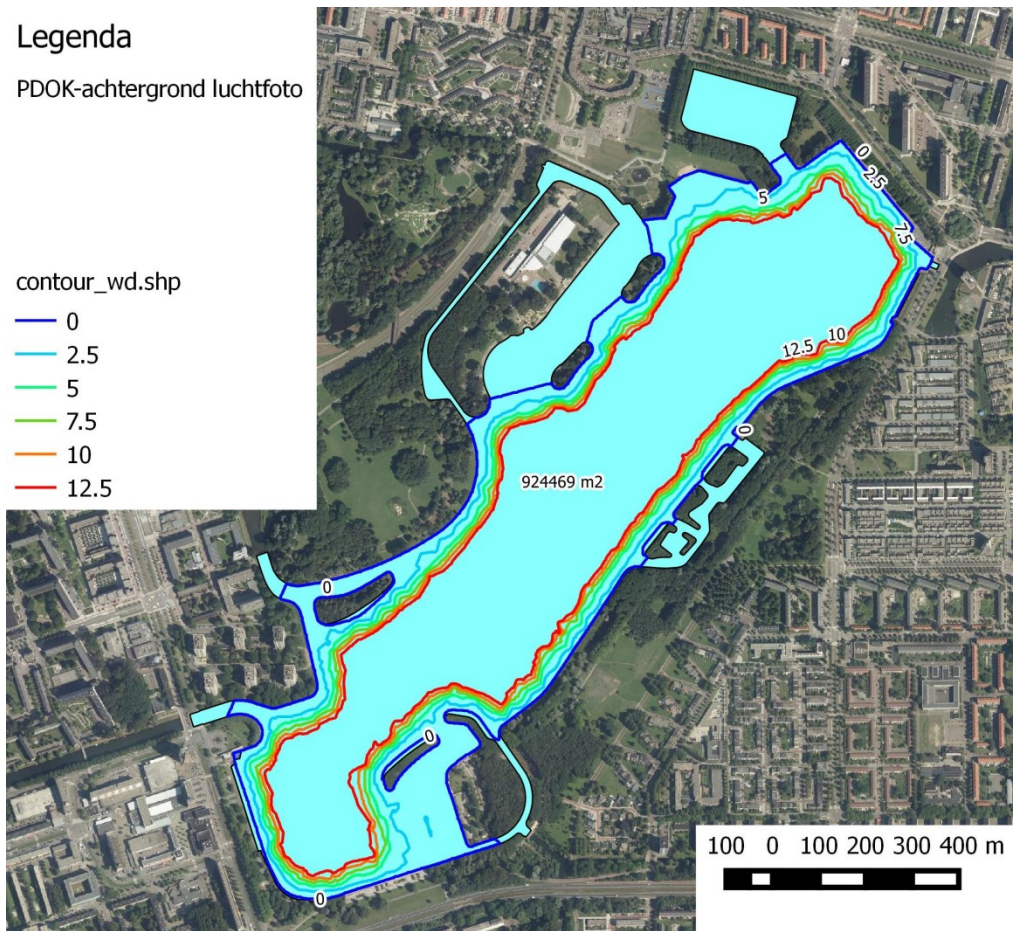
## Bijlage D Mosselmonitoring diepteklassen

### Legenda

PDOK-achtergrond luchtfoto

contour\_wd.shp

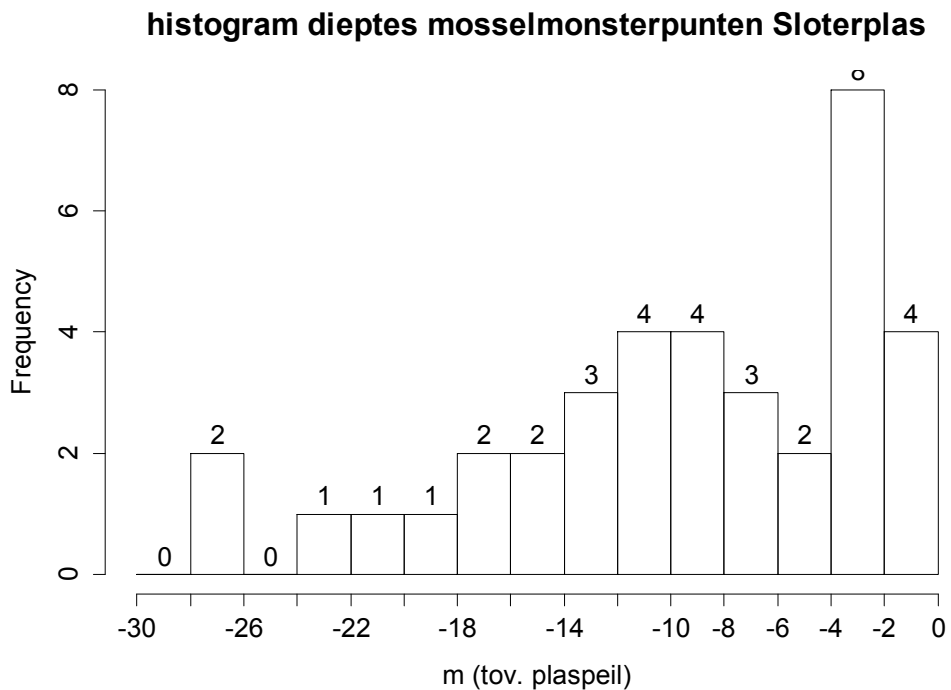
- 0
- 2.5
- 5
- 7.5
- 10
- 12.5



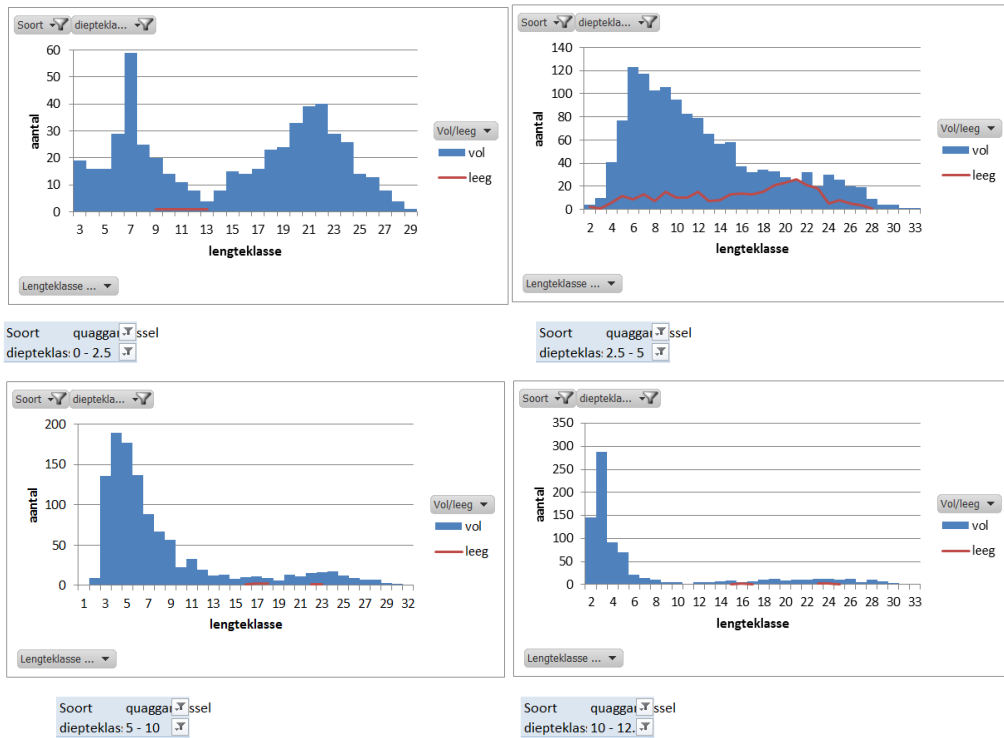
Figuur D-1. De Sloterpas met isolijnen t.b.v.de diepteklassen.

## Bijlage E Mosselmonitoring histogram diepten

Een veertigtal monsters is random (zie histogram) genomen met een Ekman-happer. Er zijn 37 monsters genomen op verschillende dieptes. Hiervan zijn in 19 monsters mossels aanwezig. De methode van bemonstering in diep water en de lab-analyse is nadien vastgelegd door Waterproef (Zuyderduyn 2015).



## Bijlage F Lengteklasseverdeling quaggamossels vol en leeg



## Bijlage G NDFD data predatoren

Hier staan tellingen in de Sloterplas van de belangrijkste soorten die volgens 9.2 en 9.4 op mossels prederen, en bovendien in de plas voorkomen volgens de NDFD-database. Dit is echter alleen een indicatieve bron. De absolute aantallen geven geen relevante informatie omdat alleen positieve scores (vogel/vis is aangetroffen) worden aangegeven, negatieve (vogel/vis is niet aangetroffen) niet. Bovendien is de frequentie van de waarnemingen ruimtelijk en temporeel willekeurig en onbekend. Louter kan aangegeven worden welke soorten *wel* aanwezig waren op een bepaalde datum.

Tabel G-1. Aangetroffen vissen die in de Sloterplas per jaar zijn aangetroffen. Merk op dat het willekeurig aangeleverde gegevens betreft, dwz. dat als niets aangetroffen is dat ook kan komen doordat niet gemonitord is. Jaar 2006 betreft KWR-monitoring door Waternet.

srtgroepen (Multiple Items)													
dataeigenr (All)													
eet mossel (fish) (All)													
Sum of orig_aant		jaar s											
soort_wet	soort_ned	2001	2006	2007	2009	2010	2011	2012	2013	2014	Grand Total		
Abramis brama	Brasem		515				3	20		14	552		
Esox lucius	Snoek		2				1		1	2	6		
Pungitius pungitius	Tiendornige stekelbaars	1									1		
Gasterosteus aculeatus	Driedoornige stekelbaars	1									1		
Carassius gibelio	Giebel	1									1		
Leucaspis delineatus	Vetje	1									1		
Carassius carassius	Kroeskarper	1									1		
Perca fluviatilis	Baars	1	846	31		1	2			74	955		
Blicca bjoerkna	Kolblei		28								28		
Cyprinus carpio	Karper		3	3	1			1		5	13		
Anguilla anguilla	Paling		4					5		1	10		
Stizostedion lucioperca	Snoekbaars		29								29		
Rutilus rutilus	Blankvoorn		1328							4	1332		
Gymnocephalus cernua	Pos		287	20			3				310		
Neogobius melanostomus	Zwartbekgrondel				50		12		6	672	740		
<b>Grand Total</b>		<b>6</b>	<b>3042</b>	<b>54</b>	<b>51</b>	<b>1</b>	<b>21</b>	<b>26</b>	<b>7</b>	<b>772</b>	<b>3980</b>		

Tabel G-2. Aangetroffen potentiële predatoren (vis) van planktonische larven van Dreissena's die in de Sloterplas per jaar zijn aangetroffen. Merk op dat het willekeurig aangeleverde gegevens betreft, dwz. dat als niets aangetroffen is dat ook kan komen doordat niet gemonitord is. Jaar 2006 betreft KWR-monitoring door Waternet.

soort_wet	soort_ned	2001	2006	2007	2010	2011	2012	2014	Grand Total
Abramis brama	Brasem		515			3	20	14	552
Perca fluviatilis	Baars	1	846	31	1	2		74	955
Blicca bjoerkna	Kolblei		28						28
Stizostedion lucioperca	Snoekbaars		29						29
Rutilus rutilus	Blankvoorn		1328					4	1332
<b>Grand Total</b>		<b>1</b>	<b>2746</b>	<b>31</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>20</b>	<b>92</b>	<b>2896</b>

Tabel G-3. Aangetroffen potentiële predatoren (vis) van juveniele en adulte Dreissena's die in de Sloterplas per jaar zijn aangetroffen. Merk op dat het willekeurig aangeleverde gegevens betreft, dwz. dat als niets aangetroffen is dat ook kan komen doordat niet gemonitord is. Jaar 2006 betreft KWR-monitoring door Waternet.

soort_wet	soort_ned	2001	2006	2007	2009	2010	2011	2012	2013	2014	Grand Total
Abramis brama	Brasem		515				3	20		14	552
Carassius carassius	Kroeskarper	1									1
Perca fluviatilis	Baars	1	846	31		1	2			74	955
Cyprinus carpio	Karper		3	3	1			1		5	13
Anguilla anguilla	Paling		4							1	5
Rutilus rutilus	Blankvoorn		1328							4	1332
Neogobius melanostomus	Zwartbekgrondel				50		12		6	672	740
<b>Grand Total</b>		<b>2</b>	<b>2696</b>	<b>34</b>	<b>51</b>	<b>1</b>	<b>17</b>	<b>21</b>	<b>6</b>	<b>770</b>	<b>3598</b>