



De *Dreissena*-gemeenschap in Nederland, tien jaar na de eerste waarneming van de Quaggamossel in Nederland

A. bij de Vaate & E.A. Jansen

The dreissenid community in The Netherlands, ten years after the first observation of the Quagga mussel introduction in The Netherlands

Summary

This contribution starts with the distinction between Quagga mussels, *Dreissena rostriformis bugensis*, and Zebra mussels, *Dreissena polymorpha*, based on external characteristics (figures 1-5). An overview is given of the Quagga mussel spread in The Netherlands, ten years after its first observation in Western Europe on April 19, 2006. At present they already colonized all main freshwater bodies constituting a network of waterways. Introduction in smaller local water bodies mainly depends on connectivity with the national network of waterways from point of view of navigation (commercially and recreationally) and water quantity management. In three lakes, IJsselmeer, Markermeer and Volkerak, in which the dreissenids has been monitored, the Quagga mussel had a positive effect on the dreissenid density. Moreover, due to differences in traits, within two or three years the Quagga mussel dominated the dreissenid community in those lakes. Future developments in the dreissenids community are hard to predict. Introductions of other invasive exotic species can play an important role. The Golden mussel, *Limnoperna fortunei*, is indicated as a potential newcomer, being a food and place competitor for the dreissenids.

Inleiding

Op 19 april 2006 is tussen een flinke hoeveelheid Driehoeksmosselen (*Dreissena polymorpha* Pallas, 1771), verzameld in het Hollands Diep ten behoeve van parasitologisch onderzoek, een gering aantal Quaggamosselen (*Dreissena rostriformis bugensis* Andrusov, 1897) aangetroffen (Bij de Vaate, 2006; Molloy *et al.*, 2007). Op basis van de schelpenlengte is aangenomen dat laatstgenoemde soort al omstreeks 2004 moet zijn gearriveerd. Met deze vondst werd voor het eerst hun aanwezigheid in West-Europa vastgesteld en moest er

voortaan rekening mee worden gehouden dat nu twee *Dreissena*-soorten in de zoete binnenwateren kunnen voorkomen. Evenals de Driehoeksmossel is de Quaggamossel een sterk invasieve soort, zoals al vóór 2006 bleek in de USA en in Rusland (Benson, 2013; Orlova 2013). Het invasieve karakter blijkt ook in West-Europa (o.a. Heiler *et al.*, 2013; Bij de Vaate *et al.*, 2013; Matthews *et al.*, 2014). Ingegaan wordt op het morfologische verschil tussen beide soorten en hun rol in de *Dreissena*-gemeenschap. Aan de hand van een aantal voorbeelden

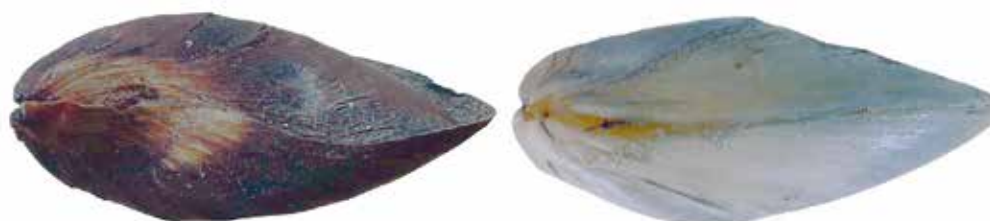


Fig. 1. Links een Quaggamossel uit het Braassemmeer en rechts uit het Markermeer (schelpenlengte van beide exemplaren 17 mm).

wordt duidelijk gemaakt hoe de *Dreissena*-gemeenschap zich de afgelopen tien jaar heeft in Nederland heeft ontwikkeld.

Onderscheid

Quaggamosselen hebben dezelfde levenswijze als Driehoeksmosselen. Hun habitat wordt gevormd door harde voorwerpen die dienen als aanhechtingssubstraat. Geschikt substraat is in vele wateren aanwezig in de vorm van besteede oevers. Daarnaast bieden o.a. ook in de bodem levende Unionidae een prima aanhechtingssubstraat. Verschillen in de habitus van beide

Dreissena-soorten zijn vrij snel na de eerste vondst van de Quaggamossel al eens duidelijk gemaakt (Bij de Vaate, 2006). Het onderscheid was gebaseerd op *Dreissena*'s afkomstig uit het Hollandsch Diep. In de loop der tijd bleek echter dat de verschillen in de relevante kenmerken niet altijd duidelijk zijn. Beide soorten zijn polymorf. Fenotypische aanpassingen in de verschillende watertypen spelen hierbij waarschijnlijk een belangrijke rol. In hoeverre hybridisatie tussen beide soorten mogelijk ook een rol speelt is onduidelijk (Ram *et al.*, 2012). Voroshilova *et al.* (2010) claimden één hybride specimen gevonden

Onderrand schelpheft:

Bij de Driehoeksmossel vrijwel recht, bij de Quaggamossel een min of meer duidelijke bocht waardoor de beide schelpheften ongelijkvormig zijn (fig. 1).



Fig. 2. De linker mossel uit afb. 1 met een relatief sterke overlap van de rechter klep (schelpenlengte 18 mm).

1. Overlap schelpheften:

Alleen bij de Quaggamossel aan de caudale zijde aanwezig. Evenals de bocht in de onderrand van de schelp kan de mate van overlap van beide schelpheften sterk variëren (fig. 2).

2. Verhouding tussen schelpenlengte en -hoogte:

In verhouding tot hun lengte zijn de schelpen van de Quaggamossel altijd hoger dan van de Driehoeksmossel. Het kan voorkomen dat er tussen beide soorten weinig verschil is (fig. 3).

3. Verhouding tussen schelpenlengte en -breedte:

Quaggamosselen zijn minder breed dan Driehoeksmosselen. Ventraal is de Driehoeksmossel min of meer afgeplat waardoor een hoekige overgang (kiel) aanwezig is tussen de dorsale en ventrale zijde (fig. 4).

4. Dorsale zijde van de schelp:

Bij de Driehoeksmossel in het midden enigszins afgeplat, bij de Quaggamossel over de gehele lengte gebogen waarbij een kam gevormd kan worden (fig. 3).



Fig. 3. Links een Driehoeksmossel met daarnaast twee Quaggamosselen (alle mosselen uit het IJsselmeer, schelpenlengtes 18 mm).

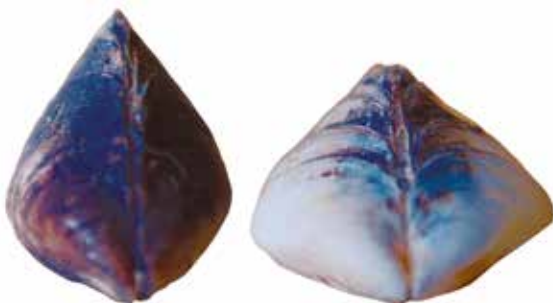


Fig. 4. Vooraanzijde van een Quaggamossel (links) en een Driehoeksmossel (rechts); schelpenlengtes 18 mm.

5. Tekening op de schelp:

Op de schelpen van beide soorten kunnen concentrische kleurbanden voorkomen (fig. 3). Bij de Driehoeksmossel is in deze banden soms een duidelijke zigzagstructuur aanwezig. Vaak zijn echter de kleurbanden door aanslag op de schelpen, onder invloed van stoffen uit de bodem, of door slijtage van het periostracum niet te zien of vervaagd. Met name in het Markermeer en in mindere mate in het IJsselmeer komen Quaggamosselen voor met schelpen die vrijwel wit zijn (fig. 5). Ook in de Noord-Amerikaanse Great Lakes komt dit voor en wordt beschouwd als een fenotypische aanpassing; forma *profunda* genoemd (Spidle *et al.*, 1994).



Fig. 5. Een witte Quaggamossel uit het Markermeer (links) en de forma *profunda* uit Lake Michigan (rechts); schelp lengtes 15 mm

te hebben. Het feit dat er wel gezocht wordt naar hybriden maar dat die niet of bij uitzondering worden gevonden duidt er op dat hybridisatie nauwelijks een rol zal spelen bij het onderscheiden van beide soorten. Nemen we een aantal relevante onderscheidingskenmerken onder de loep dan vallen vijf punten op (fig. 1-4). Soms zitten zowel Driehoeks- als Quaggamosselen zo dicht op elkaar gehecht dat daardoor deformatie van de schelp ontstaat, wat kan leiden tot verwarring bij de identificatie.

Verspreiding

Uit het rapport van Matthews *et al.* (2012) kan worden geconcludeerd dat de verspreiding van de Quaggamossel vooral plaats vindt via de grote rivieren en de daarmee verbonden kanalen. In de Maas werden door ons in september 2007 al Quaggamosselen waargenomen bovenstrooms van de stuw bij Sambeek (coördinaten: 196.730-405.490) en in juni 2010 voor het eerst in de buurt van Maastricht, bovenstrooms van de stuw bij Borgharen (coördinaten: 176.980-320.040). Tijdens eerdere bemonsteringen, in 2007 en 2008, waren ze nog niet aangetroffen op laatstgenoemde locatie. Geconcludeerd werd dat de Maas in stroomopwaartse richting is gekoloniseerd (Bij de Vaate & Jansen, 2009). Ook in de Rijn moet kolonisatie in stroomopwaartse richting hebben plaatsgevonden (Bij de Vaate, 2010). In het stroomgebied van de Rijn hebben we in september 2008 al Quaggamosselen aangetroffen in het Pannerdensch Kanaal bij Pannerden (coördinaten: 198.710-434.210), zijnde de meest bovenstrooms gelegen locatie die we toen bezochten. Omdat overal in de Maas en Rijntakken Quaggamosselen voorkomen houdt dit in dat in principe alle zoete wateren in Nederland bereikt kunnen worden die op de een of andere manier met Rijn- of Maaswater worden gevoerd worden of daarmee in verbinding staan. Verwacht wordt dat uiteindelijk alle wateren zullen worden gekoloniseerd die ook bevolkt zijn door de Driehoeksmossel vanwege de overeenkomstige levenswijze en verspreidingsvectoren. Belangrijke vectoren zijn:

- a. Beroeps- en recreatiescheepvaart. De mosselen kunnen zich gemakkelijk met hun byssusdraden aan scheepswanden vasthechten, wat overigens ook is aangetoond (o.a. Mayer *et al.*, 2009 en veel afbeeldingen op internet).
- b. Waterstromingen. Het gaat daarbij niet alleen om natuurlijke stromingen, maar ook om stromingen veroorzaakt door waterkwantiteitsbeheer. Stromingen zijn vooral belangrijk voor de verspreiding van de mossellarven die een aantal dagen vrij in het water zweven. Ze kunnen zich net zo lang mee laten voeren totdat ze een schelp gaan vormen en naar de bodem zakken.

Een minder belangrijke, maar toch wel curieuze verspreidingsvector wordt gevormd door krabben en kreeften. Volwassen wolhandkrabben moeten voor de voortplanting vanuit de

zoete binnenwateren naar de kust om zich te kunnen voortplanten. Ze kunnen daarbij honderden kilometers afleggen, waarbij ze niet alleen door het water migreren, maar bij obstakels ook over land (Herborg *et al.*, 2005). Ook van sommige van de thans in ons land aanwezige exotische rivierkreeften is dit fenomeen bekend (Koese & Soes, 2011). Quaggamosselen die zich op het harde pantser van de krabben en kreeften hebben gevestigd kunnen op die manier meeliften en kunnen zo ook in geïsoleerde wateren terecht te komen (Brazner & Jensen, 2000; Gergs, 2013).

Aangezien ze alle met elkaar in verbinding staan kan worden aangenomen dat Quaggamosselen inmiddels voorkomen in alle zoete Rijkswateren (Bij de Vaate & Jansen, 2009; ongepubliceerde gegevens Rijkswaterstaat). De snelheid waarmee verdere gebiedsuitbreiding plaats vindt hangt af van de connectiviteit (met betrekking tot scheepvaart en waterkwantiteitsbeheer) en de mate van geïsoleerdheid van een waterlichaam. Praktisch gezien zullen Quaggamosselen alleen wateren die op de hogere zandgronden gelegen zijn niet kunnen bereiken. Het signaleren van Quaggamosselen is overigens sterk afhankelijk van de inventarisatie-inspanning, de dichtheid van de aangetroffen *Dreissena*'s en de aanwezigheid van geschikt aanhechtings-substraat. Zo proberen we regelmatig kanalen te bemonsteren. Een probleem bij dit soort wateren is dat beide oevers meestal beschoeid zijn met damwand en dat op de bodem geen hard substraat te vinden is (te diep op de overgang land-water). Op de damwand komen nauwelijks *Dreissena*'s voor vanwege aangroei met algen en bacteriën, die beschouwd kunnen worden als plaatsconcurrenten. Het succes om *Dreissena*'s aan te treffen hangt daarom af van het vinden van plekjes waar de damwand doorbroken is en het ontstane erosiegat in de oever is opgevuld met puin of ander hard substraat. De *Dreissena*-dichtheid en daarmee de grootte van een *Dreissena*-monster is belangrijk om in een vroeg stadium de aanwezigheid van Quaggamosselen te kunnen vaststellen. Zo werden in juni 2014 in totaal 531 mosselen verzameld tijdens de bemonstering van een aantal locaties langs de oever van De Leijen (Friesland). Het bleken alle Driehoeksmosselen te zijn. In november van dat jaar bezochten we een bestaande dam in dat meer (coördinaten: 201.300-574.700) en vonden toen drie Quaggamosselen in een monster bestaande uit 365 *Dreissena*'s. Om die drie exemplaren te vinden moesten er in 2014 dus wel 896 worden verzameld! Een soortgelijke erva-ring hadden we in het Schildmeer (Groningen). Omdat we langs het meer zelf geen locatie konden vinden met voldoende hard substraat hebben we mosselen verzameld vlakbij de monding van de Borgwating in het meer bij Steendam (coördinaten: 252.130-588.440). In augustus 2012 verzamelden we 681 mosselen die allemaal Driehoeksmosselen waren. Twee jaar later, in november 2014, troffen we één Quaggamossel aan in een monster van 324 *Dreissena*'s.

Dreissena-gemeenschappen

Op één locatie in het IJsselmeer bij Trintelhaven (coördinaten: 156.750-516.600) en één locatie in het Hollandsch Diep bij Willemstad (coördinaten: 88.400-142.400) is door ons vanaf 2006 de opbouw van de *Dreissena*-gemeenschap gevolgd. Jaarlijks zijn in de periode augustus-oktober stenen in de oeverzone bemonsterd. In deze periode zijn jaarlijks gemiddeld 530 (Trintelhaven) en 680 (Willemstad) *Dreissena*'s gedetermineerd. Hierbij is tevens van elke mossel de schelplengte opgemeten om te kunnen nagaan of broedval van invloed zou kunnen zijn op de verhouding tussen beide soorten, wat overigens niet het geval was. Het bleek dat al na 2-3 jaar na de eerste vondst van de Quaggamossel de *Dreissena*-gemeenschap in beide wateren gedomineerd werd door deze soort (fig. 6). Vanaf 2011 worden op beide locaties nog nauwelijks Driehoeksmosselen aangetroffen. In de Randmeren begon het aandeel van de Quaggamossel in de Dreissenagemeenschap pas 3-4 jaar later toe te nemen dan in het IJssel- en Markermeer. Bovendien verliep in het Dronter- en Veluwemeer de toename aanzienlijk trager (tabel 1). Dat Quaggamosselen in staat zijn een dominante positie in te nemen in de *Dreissena*-gemeenschap komt omdat ze een lagere respiratiesnelheid hebben en daarom naar verhouding meer energie kunnen stoppen in groei en voortplanting. Door een lagere respiratiesnelheid hebben Quaggamosselen minder te lijden van suboptimale voedingscondities dan Driehoeksmosselen (Stoeckmann, 2003).

Tabel 1. Het percentage Quaggamosselen in de *Dreissena*-gemeenschap op stenen in de oeverzone in het Drontermeer bij Elburg, het Veluwemeer bij gemaal Lovink en op de grens van het Gooi- en Eemmeer onder de Stichtse brug.

Locatie	Drontermeer	Veluwemeer	Gooi-Eemmeer
Coördinaten X	184.350	170.600	150.100
Y	497.000	487.050	479.500
Jaar	% Quaggamosselen		
2011	0,5	1	1
2012	4	1	12
2013	25	27	83

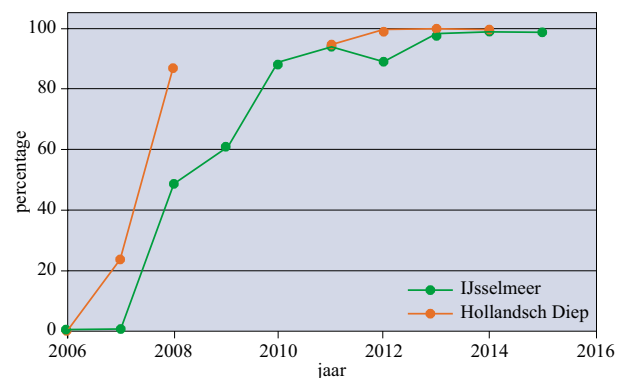


Fig. 6. Het relatieve aandeel van de quaggamossel in de *Dreissena*-gemeenschap van stenen in de oeverzone in het IJsselmeer bij Trintelhaven en het Hollandsch Diep bij Willemstad.

Toekomstige ontwikkelingen

Regelmatig krijgen we de vraag welke ontwikkeling we verwachten in het voorkomen van *Dreissena*'s. De introductie van de Quaggamossel heeft namelijk, vanwege zijn invasieve karakter, in een relatief kort tijdsbestek duidelijke veranderingen in het ecologisch functioneren van diverse oppervlaktewateren teweeg gebracht.

Voor de meeste invasieve exoten geldt dat ze aanvankelijk naar verhouding hoge dichtheden kunnen bereiken, dat een aantal jaren kunnen volhouden, om vervolgens tot een veel geringere, min of meer constante, dichtheid terug te vallen (als gevolg van plaats- en voedselconcurrentie, predatie, parasieten, e.d.). Daarnaast is bij Driehoeksmosselen geconstateerd dat natuurlijke dichtheidsschommelingen kunnen plaatsvinden met een frequentie van vijf tot zes jaar (Strayer & Malcom, 2006). Of dergelijke schommelingen ook voorkomen bij Quaggamosselen is onbekend, maar gezien de overeenkomstige levenswijze wel aannemelijk, zij het dat de frequentie anders kan zijn. Ook kunnen in de toekomst nieuw geïntroduceerde invasieve exoten een negatief effect hebben op het voorkomen van Quagga- en Driehoeksmosselen. Een potentiële voedsel- en plaatsconcurrent is de Golden mussel, *Limnoperna fortunei*. De soort heeft een levenswijze die vergelijkbaar is met beide *Dreissena*-soorten (Ricciardi, 1998). Het oorspronkelijke verspreidingsgebied van de Golden mussel is zuidoost Azië. In 1991 is de soort voor het eerst waargenomen in de Rio de La Plata in Argentinië, waar hij via transport in ballast water terecht was gekomen (Pastorino *et al.*, 1993). Van daaruit vond verdere kolonisatie in Zuid-Amerika plaats via de rivieren Paraná, Paraguay, Pilcomayo en Uruguay (Darrigan, 2002). Dat de verspreiding van de Golden mussel zich niet hoeft te beperken tot de (sub)tropen blijkt uit het feit dat een watertemperatuur van rond het vriespunt enige tijd kan worden doorstaan (Karatayev *et al.*, 2007). Klimaatveranderingen in onze streken dragen bij aan mogelijkheden tot introductie, terwijl locaties die bloot staan aan thermische verontreiniging kunnen dienen als refugia bij strenge winters, als die nog gaan voorkomen.



Fig. 7. Kluiten Quaggamosselen op de bodem van het Volkerak.

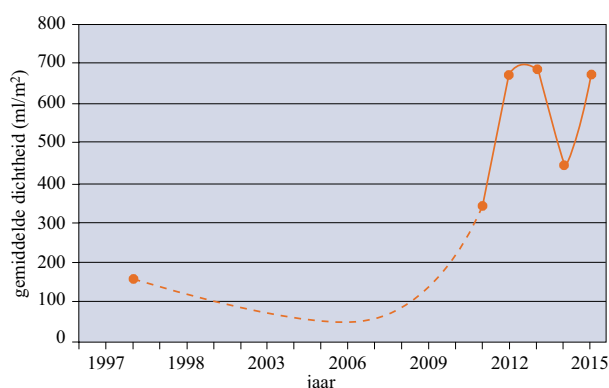


Fig. 8. Het verloop van de *Dreissena*-dichtheid in het Volkerak. De stippe lijn geeft het geschatte verloop aan op basis van incidentele waarnemingen.

Dichtheidsontwikkeling

Over de dichtheidsontwikkeling van de *Dreissena*-gemeenschap na de introductie van de Quaggamossel zijn door ons in drie meren gegevens verzameld: het IJsselmeer, Markermeer en Volkerak (fig. 7). In deze wateren was rond 2007 de dichtheid van de Driehoeksmosselen sterk teruggelopen (Noordhuis, 2009; Bij de Vaate *et al.*, 2013). Een proces dat was begonnen in de 1990-er jaren, zoals blijkt uit de gebiedsdekkende *Dreissena*-kartering die met wisselende intervallen in de drie meren plaats vindt. De laatste kartering, voordat de Quaggamossel duidelijk een rol begon te spelen in de *Dreissena*-gemeenschap, vond in het Markermeer plaats in 2006, in het IJsselmeer in 2007 en in het Volkerak in 1998. In deze en alle daarop volgende jaren is de kartering uitgevoerd met een Van Veenhapper en is in elk monster het volume van de levende mosselen bepaald als maat voor de dichtheid. De happer had een bemonsteringsoppervlak van 480 cm² (Bij de Vaate & Jansen, 2011; 2012). In het Volkerak is echter vanaf 2011 een happer gebruikt met een bemonsteringsoppervlak van 1.900 cm², waarmee jaarlijks op 122 vaste locaties een bodemonmonster is genomen (Bij de Vaate *et al.*, 2015). Het verloop van de gemiddelde *Dreissena*-dichtheid in dit meer is weergegeven in figuur 8. Omdat *Dreissena*'s op de bodem van een waterlichaam kluiten vormen, en daar dus niet homogeen voorkomen, is de standaardafwijking van het gemiddelde relatief hoog waardoor de dichtheidschommeling in 2014 statistisch gezien niet significant was.

Ten opzichte van 2006 bleek in 2011 de gemiddelde *Dreissena*-dichtheid in het Markermeer met een factor 5 te zijn toegenomen; namelijk van 22 naar 110 ml/m² (Bij de Vaate & Jansen, 2011). In het IJsselmeer, waar in 2012 opnieuw een gebiedsdekkende kartering plaats vond, werd ten opzichte van 2007 een toename geconstateerd met ongeveer een factor 10; namelijk van 33 naar 351 ml/m² (Bij de Vaate & Jansen, 2012). In beide meren was deze toename uitsluitend te danken aan de introductie van de Quaggamossel. Berekend werd dat, op basis van biovolume, de *Dreissena*-gemeenschap in 2011 in het Markermeer voor 10% bestond uit Driehoeksmosselen en voor 90% uit Quaggamosselen; in het IJsselmeer was dat in 2012 respectievelijk 8 en 92%. Omdat beide *Dreissena*-soorten filter-feeders zijn, uit het effect van de *Dreissena*-toename zich in een verbeterde helderheid van het water. Hierdoor ontstaat een beter lichtklimaat voor de vestiging en ontwikkeling van waterplantenvegetaties. Dit effect is op de ondergedoken waterplanten in een aantal meren duidelijk waarneembaar.

Dankbetuiging

Gegevens over het voorkomen van de Quaggamossel in de Rijkswateren zijn ter beschikking gesteld door Myra Swarte. Tom Nalepa zond ons enige exemplaren van de forma *profunda*.

Geraadpleegde bronnen

- BENSON, A.J., 2013. Chronological history of zebra and quagga mussels in North America. In: Nalepa, T.F. & D. Schloesser (eds), 2013. Quagga and Zebra mussels: biology, impacts, and control, 2nd Edition: 9-31. – CRC Press, Boca Raton, USA.
- BIJ DE VAATE, A., 2006. De quaggamossel, *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov 1897), een nieuwe zoetwater mosselsoort voor Nederland. – Spirula 353: 143-144.
- BIJ DE VAATE, A. & E.A. JANSEN, 2009. De verspreiding van de quaggamossel in de Rijkswateren. – Spirula 368: 72-75.
- BIJ DE VAATE, A., 2010. Some evidence for ballast water transport being the vector of the quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis* Andrusov 1897) introduction into Western Europe and subsequent upstream dispersal in the River Rhine. – Aquatic Invasions 5: 207-209.
- BIJ DE VAATE, A. & E.A. JANSEN, 2011. De dichtheid van driehoeks- en quaggamosselen in het Markermeer: resultaten van de kartering uitgevoerd in 2011. – Waterfauna Hydrobiologisch Adviesbureau, Lelystad, rapportnummer 2011/03.
- BIJ DE VAATE, A. & E.A. JANSEN, 2012. De dichtheid van driehoeks- en quaggamosselen in het IJsselmeer: resultaten van een gebiedsdekkende kartering uitgevoerd in 2012. – Waterfauna Hydrobiologisch Adviesbureau, Lelystad, rapportnummer 2012/03.
- BIJ DE VAATE, A., E.A. JANSEN & S.J. BIJ DE VAATE, 2015. De Dreissenadichtheid in het Volkerak-Zoommeer: resultaten van het onderzoek in 2015. – Waterfauna Hydrobiologisch Adviesbureau, Lelystad, rapportnummer 2015/01.
- BIJ DE VAATE, A., G. VAN DER VELDE, R.S.E.W. LEUVEN & K. HEILER, 2013. Spread of the quagga mussel, *Dreissena rostriformis bugensis*, in Western Europe. In: Nalepa, T.F. & D. Schloesser (eds), Quagga and Zebra mussels: biology, impacts, and control, 2nd Edition: 83-92. – CRC Press, Boca Raton, USA.
- BRAZNER, J.C. & D.A. JENSEN, 2000. Zebra mussel (*Dreissena polymorpha* (Pallas)) colonization of rusty crayfish

- (*Orconectes rusticus* (Girard)) in Green Bay, Lake Michigan. – American Midland Naturalist 143: 250-256.
- DARRIGAN, G., 2002. Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biological Invasions* 4: 145-156.
- GERGS, R., 2013. Mögliche Verschleppung der Quagga-Muschel (*Dreissena rostriformis bugensis*) durch Aufsitzen auf Wollhandkrabben (*Eriocheir sinensis*). – *Lauterbornia* 76: 91-94.
- HEILER, K.C.M., A. BIJ DE VAATE, K. EKSCHEMITT, P.V. VON OHEIMB, C. ALBRECHT & T. WILKE, 2013. Reconstruction of the early invasion history of the quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in Western Europe. – *Aquatic Invasions* 8: 53-57.
- HERBORG, L.-M., S.P. RUSHTON, A.S. CLARE & M.G. BENTLEY, 2005. The invasion of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) in the United Kingdom and its comparison to continental Europe. – *Biological Invasions* 7: 959-968.
- KARATAYEV, A.Y., D. BOLTOVSKOY, D.K. PADILLA, & L.E. BURLAKOVA, 2007. The invasive bivalves *Dreissena polymorpha* and *Limnoperna fortunei*: parallels, contrasts, potential spread and invasive impacts. – *Journal of Shellfish Research* 26: 205-213.
- KOESE, B. & M. SOES, 2011. De Nederlandse rivierkreeften (Astacoidea & Parastacoidea). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen, Entomologische Tabellen* 6.
- MATTHEWS, J., G. VAN DER VELDE, A. BIJ DE VAATE and R.S.E.W. LEUVEN, 2012. Key factors for spread, impact and management of quagga mussels in the Netherlands. – *Radboud Universiteit Nijmegen, afdeling Milieuwetenschappen, rapportnummer* 404.
- MATTHEWS, J., G. VAN DER VELDE, A. BIJ DE VAATE, F.P.L. COLLAS, K.R. KOOPMAN & R.S.E.W. LEUVEN, 2014. Rapid range expansion of the invasive quagga mussel in relation to zebra mussel presence in The Netherlands and Western Europe. – *Biological Invasions* 16: 23-42.
- MAYER, S., A. RANDER, K. GRABOW & A. MARTENS, 2009. Binnenfrachtschiffe als Vektoren der Quagga-Muschel *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov) im Rhein (Bivalvia: Dreissenidae). – *Lauterbornia* 67: 63-67.
- MOLLOY, D.P., A. BIJ DE VAATE, T. WILKE & L. GIAMBERINI, 2007. Discovery of *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov 1897) in Western Europe. – *Biological Invasions* 9: 871-874.
- Noordhuis, R., 2009. Tweekleppigen in IJsselmeer en Markermeer, 2006-2008. – *Rapport Rijkswaterstaat, Lelystad*.
- ORLOVA, M.I., 2013. Origin and spread of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*) in Eastern Europe with notes on size structure of populations. In: Nalepa, T.F. & D. Schloesser (eds), *Quagga and Zebra mussels: biology, impacts, and control*, 2nd Edition: 93-102. – CRC Press, Boca Raton, USA.
- PASTORINO, G., G. DARRIGAN, S. MARTIN & L. UNASCHI, 1993. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), nuevo bivalvo invasor en aguas del Rio de La Plata. – *Neotropica* 39: 34.
- RAM, J.L., A.S. KARIM, F. BANNO & D.R. KASHIAN, 2012. Invading the invaders: reproductive and other mechanisms mediating the displacement of zebra mussels by quagga mussels. – *Invertebrate Reproduction & Development* 56: 21-32.
- RICCIARDI, A., 1998. Global range expansion of the Asian mussel *Limnoperna fortunei* (Mytilidae): another fouling threat to freshwater systems. – *Biofouling* 13: 97-106.
- SPIDLE, A.P., J.E. MARSDEN & B. MAY, 1994. Identification of the Great-Lakes quagga mussel as *Dreissena-bugensis* from the Dnieper river, Ukraine, on the basis of allozyme variation. – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 1485-1489.
- STOECKMANN, A., 2003. Physiological energetics of Lake Erie dreissenid mussels: a basis for the displacement of *Dreissena polymorpha* by *Dreissena bugensis*. – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 126-134.
- STRAYER, D.L. & H.M. MALCOM, 2006. Long-term demography of a zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) population. – *Freshwater Biology* 51: 117-130.
- VOROSHILOVA, I.S., V.S. ARTAMONOVA, A.A. MAKHROV & YU.V. SLYN'KO, 2010. Natural hybridization of two mussel species *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) and *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897). – *Biology Bulletin* 37: 542-547.

Adressen van de auteurs

Bram bij de Vaate: vaate@planet.nl
Bert Jansen: natura-parva@planet.nl