



Waarom kan de Driehoeksmossel zich in de Veluwerandmeren niet handhaven?

R. Noordhuis, H. H. Reeders & R. Scheffer

De Driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) (foto 1) komt veelvuldig voor in Nederlandse meren, kanalen en rivieren. Toch zijn er enkele ogenschijnlijk geschikte wateren waar de soort nauwelijks gedijt, bijvoorbeeld een aantal van de randmeren rond de Flevopolders. De waterkwaliteit is hier niet slechter dan op plaatsen waar de soort wel voorkomt. Speelt de sterk fluctuerende watertemperatuur in de ondiepe randmeren de Driehoeksmossel mogelijk parten?

Van alle tweekleppigen die in het Nederlandse zoete water voorkomen is de Driehoeksmossel het best onderzocht. De mossel hecht zich met "byssusdraden" vast aan stenen en andere voorwerpen en vormt vaak uitgebreide mosselbanken. In meren en rivieren komen hoge dichtheden voor en de Driehoeksmossel speelt een belangrijke rol in het ecosysteem. Zo vormt de soort in het IJsselmeer een belangrijke voedselbron voor een aantal watervogelsoorten zoals Kuifeend (*Aythya fuligula*), Tafeleend (*A. ferina*), Brilduiker (*Bucephala clangula*) en Meerkoet (*Fulica atra*) (Bij de Vaate, 1991). De mossel filtreert plankton en ander zwevend materiaal uit het omringende water, waardoor het zwevende materiaal aan de waterkolom onttrokken wordt. Als de mosselen in voldoende hoge dichtheden voorkomen, heeft dit een positief effect op de helderheid van het water.

De huidige situatie in de randmeren

Ondanks het succes van de Driehoeksmossel in tal van wateren blijkt dat de soort zich in bepaalde wateren niet kan handhaven. Terwijl deze mossel in het IJsselmeer en in de rivieren plaatselijk voorkomt in dichtheden van honderden of duizenden per m² (Bij de Vaate, 1991), is de soort in een aantal van de randmeren rond de Flevopolders praktisch afwezig. Bij recente inventarisaties werden hoge dichtheden gevonden in het Ketelmeer, het IJmeer en het Gooimeer, maar met name in de randmeren tussen Kampen en Nijkerk (Drontermeer, Veluwemeer, Wolderwijd en Nuldernauw ofwel de "Veluwerandmeren") werden nauwelijks mosselen gevonden (fig. 1). Alleen aan de zuidwestzijde van het Veluwemeer leeft een kleine populatie die aansluit op een populatie in de Hoge Vaart, die vanuit de Flevopolders op het Veluwemeer uitwatert (Noordhuis & Reeders, 1992). Dit staat in schril contrast met de situatie in de zestiger ja-

Foto 1. Hoe belangrijk is de sterk fluctuerende watertemperatuur in de ondiepe randmeren voor de Driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*)?

ren, toen de Driehoeksmossel in het Drontermeer en het Veluwemeer (Zuidelijk Flevoland en de bijbehorende randmeren kwamen pas gereed aan het eind van dat decennium) massaal voorkwam (Leentvaar, 1966).

Net als de meeste andere wateren in Nederland hebben de randmeren te kampen met de gevolgen van een eutrofiëringsproces. Rond 1970 begonnen deze gevolgen duidelijk te worden (Meijer, 1989). Na een toename van de hoeveelheid nitraten en fosfaten in het water trad algenbloei op, waardoor het water troebel werd. Hierdoor verdwenen waterplanten en daarmee ook de schuilplaatsen voor de Snoek (*Esox lucius*). De Brasem (*Abramis brama*) nam in aantal toe en doordat deze vis de bodem omwoelt op zoek naar voedsel werd het doorzicht nog verder verminderd. Dit troebele systeem heeft dus de neiging zichzelf te versterken (o.a. Reeders, 1990). Na het bouwen van enkele waterzuiveringsinstallaties en het invoeren van maatregelen als het doorspoelen van de randmeren met schoner polderwater, is de laatste jaren wel enige verbetering in de situatie opgetreden (Projectgroep Eutrofiëringsonderzoek Randmeren, 1986), maar dit manifesteert zich nauwelijks in een verbeterd doorzicht. Een grotere helderheid kan wel worden verkregen als na het terugbrengen van de hoeveelheid nutriënten rechtstreeks in het ecosysteem wordt ingegrepen, bijvoorbeeld door het wegvangen van de Brasem, het uitzetten van de Snoek of het introduceren van de Driehoeksmossel. Door het Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling (RIZA), waar men spreekt van "Actief Biologisch Beheer", wordt o.a. in de randmeren met een dergelijk beheer geëxperimenteerd (Hosper et al., 1987; Meijer et al., 1991). In dit kader werd in 1989 in het Veluwemeer een proef gestart om de mogelijkheden tot herintroductie van Driehoeksmosselen te onderzoeken. Op wilgetenen matten werd in mei een hoeveelheid mosselen uit het IJsselmeer in het Veluwemeer aangebracht (foto 2). Deze mosselen brachten in dat jaar een grote hoeveelheid broed voort, die zich o.a. afzette op de stenen van de oeververdediging van



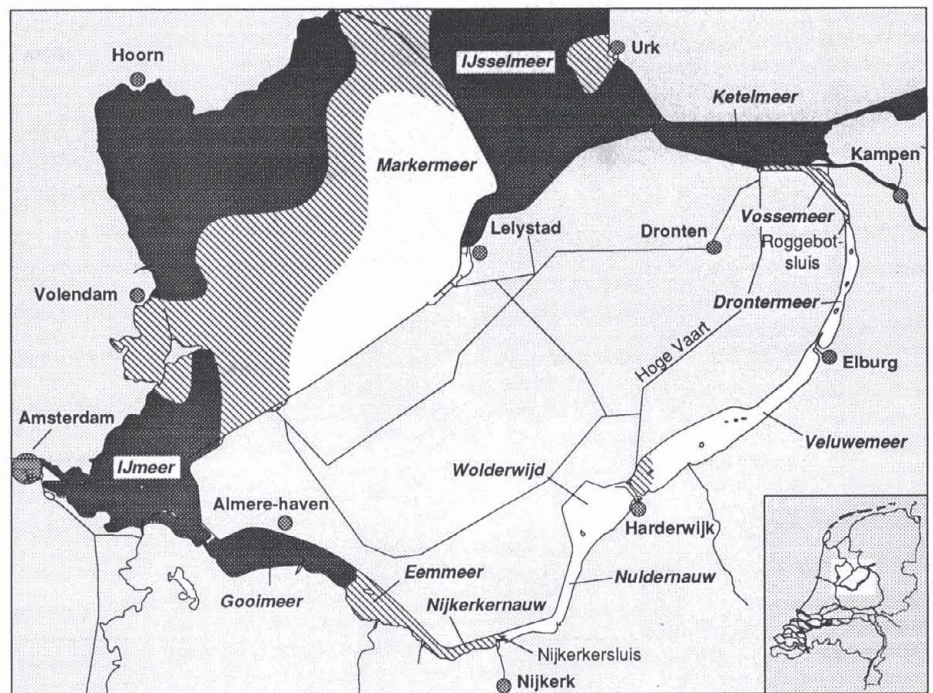
Fig. 1. Kaart van het IJsselmeer en het Randmerengebied met een weergave van de dichtheden van de Driehoeksmossel, zoals die zijn aangetroffen bij inventarisaties in de jaren 1985-1991. Donkergrijs = matige tot hoge dichtheden, lichtgrijs = lage dichtheden, wit = vrijwel afwezig.

eilandjes in de directe omgeving. In 1990 werd echter geen spoor van broedval waargenomen, niet rond de entpopulatie en evenmin bij de oorspronkelijke mosselpopulatie in het zuidwesten van het Veluwemeer. Studie van de lengteverdelingen van de mosselen uit deze populatie wees uit dat hier, in tegenstelling tot bij de entpopulatie, ook in 1989 nauwelijks reproductie had plaatsgevonden. In het IJsselmeer daarentegen is in beide jaren wel omvangrijke reproductie geconstateerd (fig. 2).

Mogelijke oorzaken van het ontbreken van Driehoeksmosselen

Waterverontreiniging

De eerste berichten over het verdwijnen van de mosselen uit het Veluwemeer en het Drontermeer betroffen het jaar 1966 (Leentvaar, 1975). In eerste instantie werd de achteruitgang in verband gebracht met de invloed van het vervuilde IJsselwater, dat in die tijd met het oog op peilhandhaving van de randmeren via de Roggebotsluis bij Kampen werd binnengelaten (Leentvaar, 1961). In de IJssel zelf waren de Driehoeksmosselen toen waarschijnlijk al verdwenen. De gehalten van diverse verontreinigingen in het rivierwater namen in die tijd sterk toe en bereikten een maximum in de



eerste helft van de jaren zeventig. In het veld werden relaties aangetoond tussen dichtheden van Driehoeksmosselen en het cadmium- en het zuurstofgehalte van het rivierwater (Van Urk & Marquenie, 1989). Vanaf 1974 kwam er door diverse maatregelen weer verbetering in de situatie en omstreeks 1975 keerde de Driehoeksmossel terug in de IJssel, en aansluitend ook in het Ketelmeer (Van Urk, 1976). Het water in de Veluwerandmeren is gedurende de gehele periode beduidend minder verontreinigd geweest dan dat van de IJssel en het Ketelmeer. In 1977 werden in het vlees van Driehoeksmosselen uit o.a. het Wolderwijd beduidend lagere metaalgehalten gemeten dan in mosselen uit het Ketelmeer en het IJsselmeer (Marquenie & De Kock, 1984). Toch bleef de Driehoeksmossel in de Veluwerandmeren afwezig. Hoewel verontreiniging een rol kan hebben gespeeld bij het verdwijnen van de mosselen uit de Veluwerandmeren is dit geen afdoende verklaring voor de blijvende afwezigheid in dit gebied.

Eutrofiëring

Effecten van eutrofiëring kunnen de overlevingskansen van de Driehoeksmossel beperken. Door de toegenomen algenbiomassa raakt voor mosselen geschikt substraat ondergesneeuwd met dood organisch materiaal, waardoor plaatsgebrek kan optreden. De succesvolle voortplanting van de entpopulatie in het Veluwemeer in 1989 doet echter vermoeden dat de hoeveelheid beschik-

baar substraat niet de beperkende factor is. De lage zuurstofgehalten die tijdens algenbloei bij de bodem kunnen optreden vormen een andere belangrijke factor. Er zijn aanwijzingen dat in de zestiener jaren een groot deel van de populatie op de bodem leefde.

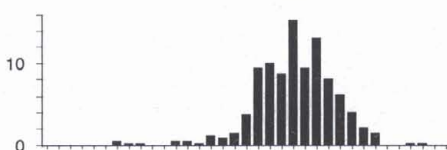
Omdat de effecten van het eutrofiëeringsproces duidelijk werden in 1970, terwijl de afname bij de mosselen al in 1966 was begonnen, heeft eutrofiëring waarschijnlijk geen rol van betekenis gespeeld bij het verdwijnen van de mosselen uit de randmeren.

Beperkte aanvoer van larven

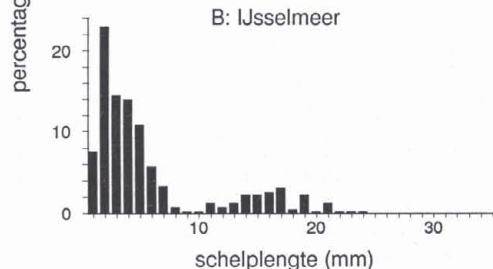
Het verspreidingspatroon van de Driehoeksmossel (fig. 1) toont dat de plaatsen waar de hoogste dichtheden voorkomen in nauwe verbinding staan met andere wateren waar omvangrijke, zich voortplantende populaties leven. Het Ketelmeer en het Vossemeer staan in verbinding met de IJssel, het zuidwestelijk deel van het Veluwemeer ontvangt water uit de Hoge Vaart en het IJmeer en Gooimeer staan met het Markermeer in verbinding. Dit suggereert dat de aanvoer van larven vanuit IJssel, IJsselmeer en Hoge Vaart van cruciaal belang is voor de overlevingskansen van de populaties in de randmeren. Tijdens de bouw van de dijken voor Oostelijk Flevoland (1950-57) konden mossellarven vanuit de IJssel en het IJsselmeer zonder problemen de basaltblokken koloniseren. Na het sluiten van de dijken was aanvulling van de ontstane populatie in het Velu-

Fig. 2. Lengteverdeling van Driehoeksmosselen uit het Veluwemeer, 2 april 1991 (a), en uit het IJsselmeer, 22 maart 1991 (b).

A: Veluwemeer



B: IJsselmeer



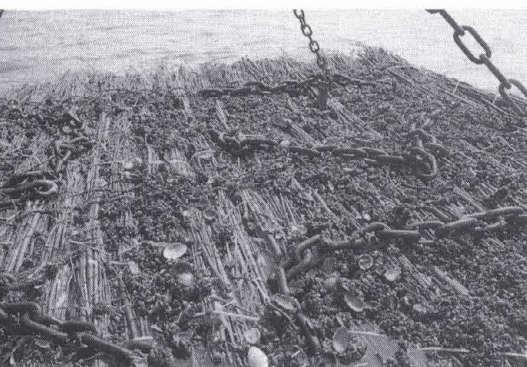


Foto 2. Wilgetenen matten met een entpopulatie van Driehoeksmosselen uit het IJsselmeer, op het punt te worden neergelaten in het Veluwemeer, mei 1989.

wemeer en Drontermeer vooral mogelijk via het water dat vanuit de polder in het Veluwemeer werd gemalen. Dit water werd echter in de loop van de jaren zestig steeds meer in het IJsselmeer en het Markermeer gemalen, en door het verdwijnen van de Driehoeksmossel uit de IJssel viel ook de aanvoer via de Roggebotsluis weg. In die periode verdween de Driehoeksmossel uit het Veluwemeer en het Drontermeer.

Sinds het invoeren in 1979 van het doorspoelen van de randmeren met fosfaatarm polderwater als maatregel ter verbetering van de waterkwaliteit wordt weer meer water uit de polder in het Veluwemeer gemalen. Sinds 1985 wordt ook voor het opzetten en handhaven van het zomerpeil in de randmeren (in het Veluwemeer is het zomerpeil circa 35 cm hoger dan het winterpeil) polderwater gebruikt. Dat water wordt via gemaal Lovink vanuit de Hoge Vaart in het Veluwemeer gemalen. De huidige mosselpopulatie in de Hoge Vaart is echter beperkt van omvang, en bovendien wordt het zomerpeil vaak al in april opgezet,

wanneer er nog geen larven in het water aanwezig zijn. Begin jaren zestig gebeurde dit veel later. Omdat de Roggebotsluis en de Nijkerkersluis in verband met doorspoeling alleen worden gebruikt om overtollig water uit de randmeren af te voeren, kunnen larven uit de IJssel en het IJsselmeer de Veluwerandmeren niet bereiken. De beperkte mogelijkheden voor de aanvoer van larven uit de omgeving hebben een rekolonisatie van de Veluwerandmeren ongetwijfeld bemoeilijkt.

Fluctuaties van de watertemperatuur

Een mossel filtreert zijn voedsel uit het water. De filtratiesnelheid van een mossel (aantal ml water dat per uur door een mossel wordt gefiltreerd) neemt aanvankelijk toe als de temperatuur stijgt. Bij een bepaalde temperatuur wordt echter een maximum bereikt, terwijl bij nog hogere temperaturen de filtratiesnelheid weer afneemt (fig. 3a). Omdat de kosten van filtratie sneller toenemen dan de filtratiesnelheid zelf, is de energiebalans rond het maximum relatief ongunstig. De mossel kan zich dan aanpassen door de filtratiesnelheid te beperken; de optimumcurve van figuur 3a wordt als het ware "afgetopt" (fig. 3b; Bayne et al., 1976). Het aanpassen van de filtratiesnelheid na een temperatuursverandering kost echter veel tijd, en duurt zo'n twee weken. Als voor die tijd weer een belangrijke temperatuursverhoging optreedt, heeft dat tot gevolg dat de activiteit weer "doorschiet" naar het hoge, ongunstige niveau. Bovendien nemen met stijgende temperatuur het basaalmetabolisme (energieverbruik van het dier in rust) en de kosten van de groei van de gameten toe. Als in de zomer de watertemperatuur blijft fluctueren, kan het zijn dat er niet voldoende energie is om de zaad- en eicellen te laten rijpen,

meer (fig. 4). Bovendien is de temperatuur in het Veluwemeer vaak 1 of 2°C hoger dan in het IJsselmeer. Ook verschillen op kleinere schaal spelen een rol. Vooral op zonnige, windstille zomerdagen kan langs het diepteprofiel een sterke temperatuurgradiënt ontstaan door de combinatie van instraling van zonlicht en uitdoving door de grote hoeveelheid zwevend materiaal. Deze gradiënt stelt zich dagelijks opnieuw in, waardoor aan het oppervlak de temperatuur overdag, ook in het IJsselmeer, tot zes graden hoger kan zijn dan 's nachts (fig. 5). Door de uitdoving neemt de grootte van deze temperatuurschommelingen af met toenemende diepte. Op de bodem van het IJsselmeer, waar het grootste deel van de mosselpopulatie leeft, heerst dus een relatief constante temperatuur, terwijl vlak onder de oppervlakte veel grotere schommelingen voorkomen. De mosselen in de Veluwerandmeren hebben niet alleen te maken met grotere seizoensfluctuaties in de watertemperatuur, maar staan door de geringe diepte waarop ze voorkomen, ook bloot aan een sterkere dagritmiek.

Waarschijnlijk zijn de Driehoeksmosselen in de randmeren gedurende het zomerhalfjaar niet in staat hun activiteitsniveau aan te passen, zodat ze voortdurend in een energetisch ongunstige situatie verkeren. Dit wordt geïllustreerd door metingen van de filtratiesnelheid van Driehoeksmosselen die in 1988 in het Wolderwijd zijn uitgevoerd. Deze metingen tonen een optimumverband met de temperatuur (fig. 6), hetgeen betekent dat te veel energie in filtratie gestoken wordt. Hierdoor wordt het begrijpelijk dat in 1989 en 1990, twee jaren met een sterke temperatuurtoename vroeg in het voorjaar, geen voortplanting is geconstateerd.

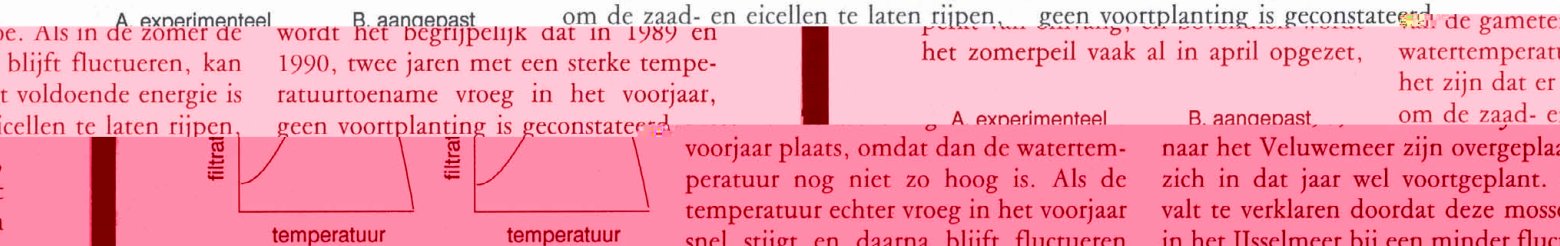


Fig. 3. Schematische weergave van het verband tussen temperatuur en activiteit (filtratiesnelheid) bij mosselen. A: verband dat experimenteel wordt verkregen als wordt gewerkt met wisselende temperaturen, B: het verband dat in het veld kan worden gemeten als temperatuurveranderingen geleidelijk verlopen (Naar Bayne et al., 1976).

voorjaar plaats, omdat dan de watertemperatuur nog niet zo hoog is. Als de temperatuur echter vroeg in het voorjaar snel stijgt en daarna blijft fluctueren kunnen voortplantingsproblemen ontstaan.

De randmeren hebben een diepte van 1-2 m, terwijl het IJsselmeer ca 4-6m diep is. Daardoor is de watertemperatuur in de randmeren aan grotere fluctuaties onderhevig dan die in het IJssel-

meer. Als in de zomer de temperatuur blijft fluctueren, kan het zijn dat er niet voldoende energie is om de zaad- en eicellen te laten rijpen, de gameten niet voldoende rijp worden en het zomerpeil vaak al in april opgezet, de gameten niet voldoende rijp worden en het zijn dat er niet voldoende energie is om de zaad- en eicellen te laten rijpen, naar het Veluwemeer zijn overgeplaatst, zich in dat jaar wel voortgeplant. valt te verklaren doordat deze mosselen in het IJsselmeer bij een minder fluctuerend temperatuurregime de kans hebben gehad hun gameten te ontwikkelen alvorens in het Veluwemeer de uitsluitende plaatsvond. In 1990 ondergingen deze mosselen het sterk fluctuerende temperatuurregime van het Veluwemeer, bleef ook hier voortplanting uit.

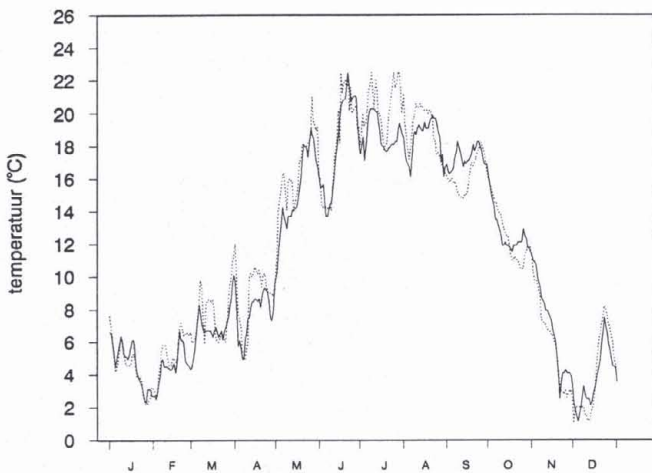


Fig. 4. Temperatuurverloop in 1989 in het Veluwemeer nabij Elburg (onderbroken lijn) en in het IJsselmeer bij Enkhuizen (onderbroken lijn). De gegevens zijn verzameld om 8.00 uur, op een diepte van 1 m (Gegevens Rijkswaterstaat, Dienst Getijde Wateren/RIZA).

In het voorjaar van 1991 bleef de temperatuur lange tijd laag en nam daarna geleidelijk toe. Volgens de bovenstaande bevindingen en theorieën zou onder deze omstandigheden wel voortplanting in de randmeren verwacht mogen worden. Uit microscopisch onderzoek van de gonaden van Driehoeksmosselen uit het Veluwemeer (foto 3) blijkt dat in juni en juli uitstoot van gameten heeft plaatsgevonden (Scheffer, 1992). Hierbij waren echter de mannetjes beduidend later (gemiddeld waarschijnlijk meerdere dagen) dan de vrouwtjes. Dit was ook het geval bij mosselen die op geringe diepte in het IJsselmeer leefden, terwijl hier de uitstoot op grotere diepte wel synchroon verliep. Omdat de bevruchting van de eicellen

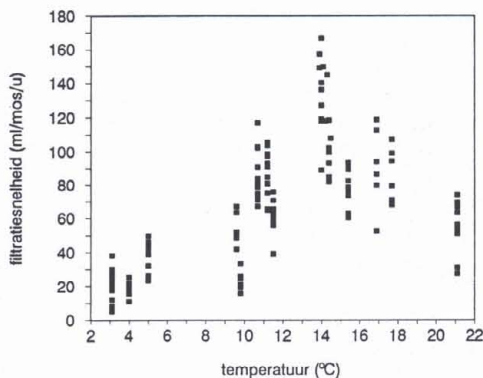


Fig. 6. Experimenteel verband tussen temperatuur en filtratiesnelheid van Driehoeksmosselen, gemeten in het Wolderwijd, april-november 1988. De data zijn gecorrigeerd voor schelpenlengte en zwevend stof gehalte.

binnen enkele uren moet plaatsvinden, heeft dit ernstige consequenties voor het aantal larven dat kan worden gevormd. Het lijkt erop dat alleen mosselen die op grotere diepte leven zich succesvol voortplanten, hetgeen pleit voor een sterk negatieve invloed van met name de dagritmiek van de watertemperatuur op de ontwikkeling van de gonaden. Ook de Hoge Vaart is relatief diep (3-4 m), en waarschijnlijk zijn de mossellarven die zich in 1991 op de oeververdediging in het Veluwemeer hebben gevestigd dan ook grotendeels uit deze vaart afkomstig.

Consequenties voor de exploitatiemogelijkheden van mosselen

De verdwijning van de Driehoeksmossel uit het Drontermeer en het Veluwemeer is dus wellicht, zij het waarschijnlijk met enkele jaren vertraging, in de eerste plaats het gevolg van het wegvalen van de aanvoer van larven in combinatie met gebrekkige lokale voortplanting. Ondanks de terugkeer van de mossel in de IJssel, halverwege de jaren zeventig, werden de aanvoermogelijkheden nauwelijks hersteld. Vanuit de IJssel en het IJsselmeer wordt vrijwel geen water meer in de Veluwerandmeren gelaten en de populatie in de Hoge Vaart is niet omvangrijk genoeg om een volwaardige populatie in het Veluwemeer te onderhouden. De Hoge Vaartpopulatie ondervindt mogelijk zelf in sommige jaren hinder van temperatuurschommelingen. Bovendien wordt in de zomer, de periode dat de meeste larven aanwezig zijn, relatief weinig water in het Veluwemeer gemalen.

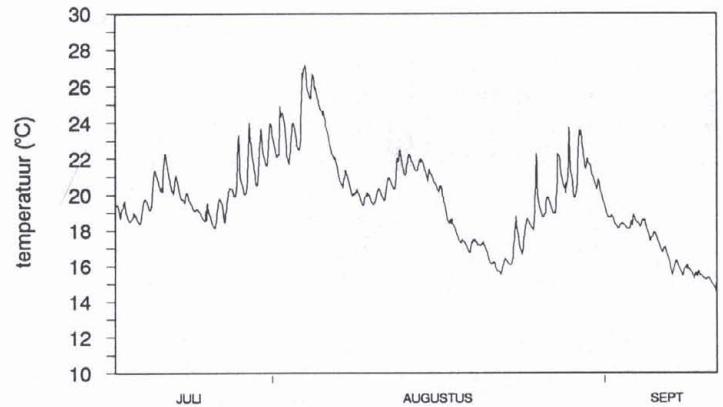
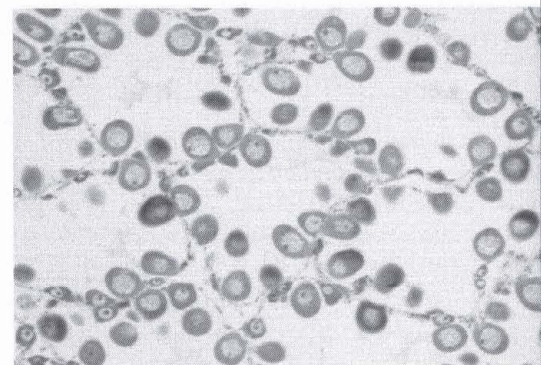


Fig. 5. Temperatuurverloop per uur in het Wolderwijd, 1990. De gegevens zijn verzameld op een diepte van 50 cm (Gegevens RIZA).

De voortplantingsproblematiek heeft belangrijke consequenties voor de mogelijkheden voor Driehoeksmosselen in ondiepe wateren in het algemeen en voor de waterzuiverende werking van deze dieren in het bijzonder. De Driehoeksmossel wordt in Nederland niet ouder dan een jaar of drie, en daardoor zouden twee achtereenvolgende jaren met een ongunstige temperatuurontwikkeling al voldoende zijn om een populatie in ondiep water nagenoeg te doen verdwijnen. Dat betekent dat kunstmatig aangebrachte populaties in ondiep water ten minste eens per twee jaar moeten worden aangevuld. Voor introducties in ondiep water zijn nu drie methoden denkbaar:

1. Rechtstreeks aanbrengen van mosselen in de benodigde dichtheden. Deze weinig elegante methode moet worden afgeraden, omdat veel schade wordt aangebracht aan de populaties en de betreffende ecosystemen in de brongebieden.

Foto 3. Eicellen in een gevorderd stadium van ontwikkeling; microscopische coupe door het gonade-weefsel van een vrouwelijke Driehoeksmossel.



2. Het aanbrengen van een entpopulatie vlak voordat deze in het brongebied tot uitstoot van de gameten zou zijn overgegaan, waarna die uitstoot in het ontvangende water plaatsvindt. Dit is wat in 1989 bij toeval in het Veluwemeer gebeurd is. Deze methode vergt regelmatig controle van de ontwikkeling van de gameten bij mosselen in de brongebieden.

3. Het manipuleren van de aanvoer van larven. In verband met de enorme larvenproductie van Driehoeksmosselen onder gunstige (temperatuur)omstandigheden heeft deze methode weinig of geen invloed op populaties in diepere brongebieden. Vooral als het ontvangende water omringd wordt door diepere wateren met omvangrijke en zich voortplantende mosselpopulaties biedt de laatste methode goede mogelijkheden, eventueel in combinatie met het aanbrengen van entpopulaties. In het geval van de Veluwerandmeren zou de aanvoer kunnen worden gestimuleerd door de populatie in de diepere Hoge Vaart kunstmatig te versterken en de toevoer van water naar het Veluwemeer aan te passen (tijdstip van het opzetten van het zomerpeil).

In kleinere wateren hoeft overigens het verdwijnen van de mosselen na enkele jaren geen probleem te zijn, als inmiddels andere componenten van het systeem op de grotere helderheid hebben gereageerd. Nadat als gevolg van filtratie door mosselen het doorzicht is verbeterd, zullen onder meer hogere waterplanten kunnen terugkeren. Deze concurreren de algen en geven weer mogelijkheden voor het voorkomen (uitzetten) van Snoek. De mosselen zelf, die na de ingreep aanvankelijk een sterk overheersende rol spelen maar van nature niet in het systeem voorkomen, spelen dan slechts een katalyserende rol en verdwijnen na verloop van enkele jaren. Zeker in combinatie met bijvoorbeeld visstandbeheer biedt de inzet van Driehoeksmosselen daarom goede mogelijkheden.

Momenteel bestaat behoefte aan nadere informatie omtrent de rol van temperatuurfluctuaties in de voortplantingsfysiologie van de Driehoeksmossel. De mogelijkheden voor de inzet van mosselen in waterbeheer kunnen dan beter worden afgetast. Dergelijke informatie kan waarschijnlijk via relatief eenvoudige veldexperimenten worden verkregen. Daarnaast zouden via enkele

praktijkproeven de mogelijkheden tot verzamelen en vervoer van larven moeten worden bestudeerd. Met behulp van de resultaten van dit onderzoek kunnen vervolgens nieuwe introductieproeven worden opgezet.

Literatuur

- Bayne, B.L., R.J. Thompson & J. Widdows, 1976. Physiology I. In: Marine mussels: their ecology and physiology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hosper, S.H., M.-L. Meijer & E. Jagtman, 1987. Actief biologisch beheer, nieuwe mogelijkheden bij het herstel van meren en plassen. *H₂O* (20) 12: 274-279.
- Leentvaar, P., 1961. Hydrobiologische waarnemingen in het Veluwemeer. *De Levende Natuur* 64: 273-280.
- Leentvaar, P., 1966. Plant en dier in het Veluwemeer. *De Waterkampioen*: 18-20.
- Leentvaar, P., 1975. Geographical distribution and biology of *Dreissena polymorpha* Pallas. *Hydrobiological Bulletin* 9: 120-122.
- Marquenie, J.M. & W. Chr. de Kock, 1984. Zware metalen in aquatische systemen. Deel 3: Inventarisatie van gehalten in organismen. TNO, rapport nr. R 83/103a, Delft.
- Meijer, M.-L. (eindred.), 1989. Toepassing van Actief Biologisch Beheer in het Wolderwijd-Nulderauw. DBW/RIZA, Lelystad, rapport nr. 89.057.
- Meijer, M.-L., E. Jagtman, M.P. Grimm, S.H. Hosper & E. Blaauw, 1991. Uitdunning visstand Wolderwijd is voltooid; eerste veelbelovende resultaten. *H₂O* (24) 13: 368-369.
- Noordhuis, R. & H.H. Reeders, 1992. Het ontbreken van de Driehoeksmossel in de Veluwerandmeren. RIZA, Lelystad, rapport nr. 92.020.
- Projectgroep Eutrofiëringsonderzoek Randmeren, 1986. Bestrijding van de eutrofiëring van het Veluwemeer-Drontermeer. RIJP/RWS/Zuiveringsschap Veluwe, Lelystad, rapport.
- Reeders, H.H., 1990. De Driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) als biofilter voor het oppervlaktewater. *De Levende Natuur* 91: 119-125.
- Scheffer, R., 1992. De invloed van de watertemperatuur op de voortplanting van de Driehoeksmossel *Dreissena polymorpha*. RIZA, Lelystad, rapport nr. 92.013X.
- Urk, G. van, 1976. De Driehoeksmossel, *Dreissena polymorpha* in de Rijn. *H₂O* 9: 327-329.
- Urk, G. van & J.M. Marquenie, 1989. Environmental behaviour of cadmium: who are at risk and why. *Proceedings International Conference on Heavy Metals in the Environment* 2: 456-459, Genève.
- Vaate, A. bij de, 1991. Distribution and aspects of population dynamics of the Zebra Mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas), in the Lake IJsselmeer area (The Netherlands). *Oecologia* 86: 40-50.

Summary

Why Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) cannot cope in the borderlakes of the Flevo-polders

In 1957 the dikes around the newly constructed polder Oostelijk Flevoland (in the former Zuiderzee in the central part of The Netherlands) were closed. Around this polder and the adjacent Zuidelijk Flevoland, finished in 1967, a chain of borderlakes was constructed (fig. 1). In the lakes around Oostelijk Flevoland (Lake Veluwemeer and Lake Drontermeer) Zebra mussels occurred in large densities during the first years, but they gradually disappeared during the second half of the 1960s, following a complete disappearance in the River IJssel. Around the middle of the 1970s the Zebra mussel recolonized the River IJssel and also Lake Ketelmeer. During several surveys between 1985 and 1991 relatively high densities were found in the lakes Ketelmeer, Gooimeer and IJmeer, but in the lakes in between (Drontermeer, Veluwemeer, Wolderwijd and Nulderauw) the Zebra mussel did not return. Several possible causes for this absence are discussed. Water pollution in the lakes Veluwemeer and Wolderwijd has always been less severe than in the river IJssel and Lake Ketelmeer. Effects of eutrophication became manifest in 1970, several years after the disappearance of the mussels. It is argued that the water temperature in the lakes, which shows strong fluctuations due to the small depth of the lakes (1-2 meters), causes physiological stress in the mussels. In many years water temperature rises relatively early in spring and shows large fluctuations during summer. Due to these fluctuations the mussels do not get the chance to adjust their activity level to the high summer temperatures. As a result the costs of activity are relatively high and not enough energy is available to finish the formation of the gonads. In this way, a population of mussels in a shallow lake or pond will have to skip reproduction in unfavourable years, and will die out after two or three of such years in succession.

Dankwoord

Diverse mensen hebben door middel van assistentie bij veldwerk bijgedragen aan de totstandkoming van dit artikel. We willen hierbij Arie Naber, Gezinus Veenhof, Marco Arends, Ido Cohen en John van Schie met name noemen. Ook de medewerkers van steunpunt Harderhaven willen we bedanken voor hun medewerking. A. Griffioen, A.H. de Munnik en M. van Oirschot waren behulpzaam bij het verzamelen van informatie over veranderingen in de inrichting en de waterhuishouding van de randmeren sinds de vijftiger jaren.

Drs. R. Noordhuis, Ir. H.H. Reeders & R. Scheffer
Rijkswaterstaat, RIZA
Postbus 17, 8200 AA Lelystad