



Ministerie van Verkeer en Waterstaat  
Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat

RIZA Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling

# Afname van de Driehoeksmossel in het Markermeer

RIZA rapport 2003.016

Dit rapport is te bestellen à € 12,50 per stuk bij Cabri Mailservice, Postbus 431, 8200 AK Lelystad,  
Tel. 0320-285333, Fax. 0320-285311, E-mail riza@cabri.nl  
Betaling na levering; een acceptgiro wordt bijgevoegd.  
Het rapport is gratis voor dienstonderdelen van het Ministerie van Verkeer en Waterstaat.

This publication can be ordered at € 12,50 per copy through Cabri Mailservice, PO Box 431,  
8200 AK Lelystad, The Netherlands, Tel. +31 320 285333, Fax, +31 320 285311, E-mail riza@cabri.nl  
Payment on delivery.



Ministerie van Verkeer en Waterstaat

Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat

RIZA Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling

# Afname van de Driehoeksmossel in het Markermeer

Oorzaken en gevolgen van een vermoedelijke  
"crash" met betrekking tot waterkwaliteit,  
slibhuishouding en natuurwaarden

RIZA rapport 2003.016

ISBN 9036954959

Auteurs: Ruurd Noordhuis en  
Erik-Jan Houwing

RIZA

Lelystad, augustus 2003

---

---

# Voorwoord

---

In de watersysteemrapportage van IJsselmeer en Markermeer (Noordhuis, 2000) wordt gewezen op de grote achteruitgang van de Driehoeksmossel populatie tussen 1993 en 2000 in het Markermeer. Ook de afname van het aantal benthivore watervogels (zoals de Kuifeend) en een verslechtering van het doorzicht waren signalen voor de vermindering van de natuurwaarden in het Markermeer. Door RIZA werd toen gedacht aan een toename van de hoeveelheid slib welke de oorzaak zou zijn voor de achteruitgang van de Driehoeksmossel populatie. De ecologen van Rijkswaterstaat directie IJsselmeergebied (RDIJ) hebben het RIZA gevraagd na te gaan of een toename van de hoeveelheid slib in het Markermeer inderdaad de oorzaak is van deze afname. Voorliggend rapport geeft de resultaten van het onderzoek weer. De rol van de slibhuishouding en de afname van de Driehoeksmosselen zijn gerelateerd aan verschillende waterkwaliteitsparameters en natuurwaarden. Tijdens het proces hebben de ecologen van RDIJ de concept rapportages besproken met het RIZA. De opdrachtgever heeft zo aangestuurd op het krijgen van voldoende handvaten voor het toekomstig beheer van het Markermeer.

Het onderzoek laat onder andere zien dat de afname in korte tijd (een periode van twee jaar) heeft plaatsgevonden. In die periode vond een samenloop plaats van voor mosselen ongelukkige omstandigheden. Belangrijk is dat de hoeveelheid slib in het Markermeer niet is toegenomen, maar dat het een verplaatsing betreft van het in de bodem gebonden slib (door substraat zoals Driehoeksmosselen) naar de waterfase. Het daardoor ontstane slechte doorzicht lijkt behalve voor de mosseletende watervogels ook negatieve gevolgen te hebben voor andere natuurwaarden zoals de waterplanten etende watervogels (waterplanten groeien slechter) en visetende watervogels (verminderde vangbaarheid van vissen). Spontaan herstel heeft nog niet plaatsgevonden wat betekent dat de kans daarop erg klein is. Ingrijpen in het systeem lijkt nodig om herstel van het ecosysteem van het Markermeer mogelijk te maken.

Bij het RIZA heeft Ruurd Noordhuis het project met groot enthousiasme uitgevoerd. In het onderzoek zijn zoveel aspecten behandeld dat het rapport welhaast een complete watersysteemrapportage is geworden. Onderliggend rapport is het fraaie resultaat van al het werk.

Sophie Lauwaars (RDIJ)

---

---

# Inhoudsopgave

---

Samenvatting 7

**1 Inleiding 9**

1.1 Algemeen 9

1.2 Leeswijzer 9

**2 Methoden 11**

2.1 Driehoeksmosselen 11

2.2 Watervogeltellingen 14

2.3 Waterkwaliteitsparameters 14

2.4 Windgegevens 15

**3 Resultaten Driehoeksmosselen 17**

3.1 Biovolumes 17

3.2 Lengteverdeling, groei en conditie 25

3.3 Filtratiecapaciteit 30

3.4 Conclusies mosselen 32

**4 Overige biologische parameters 33**

4.1 Predatie en concurrentie 33

4.2 Voedsel: algen en nutriënten 45

4.3 Ziekten en parasieten 52

4.4 Conclusies overige biologische parameters 52

**5 Fysisch-chemische parameters 55**

5.1 Morfologie en sediment Markermeer 55

5.2 Wind, zwevend stof en doorzicht 64

5.3 Wind, nutriënten en chlorofyl 74

5.4 Actuele werkomstandigheden 75

5.5 Conclusies fysisch-chemische parameters 79

**6 Discussie 81**

6.1 Reconstructie met Kuifeenden en doorzicht 81

6.2 Aanloop van de crash: slibdynamiek en oligotrofiëring 82

6.3 De crash 84

6.4 Situatie na de crash 86

6.5 Kansen op herstel 90

**7 Eindconclusies 93**

**8 Aanbevelingen 95**

8.1 Nader biologisch onderzoek 95

8.2 Aanpak van slib 95

8.3 Eindvoorstel 97

**9 Literatuur 99**

**10 Verantwoording 103**

---

**Bijlagen**

Bijlage 107

Bijlage 109

Bijlage 111



---

# Samenvatting

---

Uit de karteringen van Driehoeksmosselen in het Markermeer in 2000 blijkt dat het gemiddelde biovolume in vergelijking met de vorige kartering in 1993 met meer dan de helft is afgenomen (Brongers 2001). Dit wordt bevestigd door sterk verlaagde aantallen benthivore watervogels en een verslechterd doorzicht (Noordhuis 2000). Beide parameters zijn indicatoren voor de mosseldichtheid, resp. via de beschikbaarheid van mosselen als voedsel en de filtratiecapaciteit van de populatie. De afname van de mosselen en de drastische afname in waterkwaliteit en natuurwaarde van het Markermeer die mede daardoor is veroorzaakt, waren voor RWS Directie IJsselmeergebied aanleiding om door het RIZA onderzoek te laten doen naar de oorzaken en gevolgen van de afname van de mosselen. In dit rapport worden de bevindingen daarvan gepresenteerd en wordt een toekomstperspectief gegeven, inclusief enkele suggesties voor actieve aanpak van deze problematiek.

De veronderstelling dat de afname van de mosselen een gevolg was van geleidelijke "verslibbing" van de bodem van het meer werd eerder onderzocht door Hulsegge (2001). Een dergelijke oorzaak doet een geleidelijke afname van de mosselen verwachten. Een reconstructie van de dichtheden van de mosselen in de jaren buiten de beide karteringen, met behulp van vooral het aantal benthivore watervogels en het doorzicht, geeft sterke aanwijzingen dat de afname in korte tijd, (ruwweg een periode van twee jaar; voorjaar 1992 – voorjaar 1994) heeft plaatsgevonden. Dit was een periode van verhoogde stormactiviteit, met name in de winter van 1992/93. De stormen gingen gepaard met periodieke uitputting van orthofosfaat, (hetgeen sinds de tweede helft van de jaren tachtig geregeld optrad) waardoor ook de chlorofylgehalten extreem laag waren. Door een combinatie van aanhoudend lage algenconcentraties, hoge zwevend slib gehalten en hoge watertemperaturen (waardoor mosselen actiever zijn en relatief veel energie verbruiken) was de voedselsituatie voor de mosselen van september 1992 t/m april 1993 bijzonder slecht (afgezien van mechanische effecten en wellicht versterkte afdekking met sediment). In de tweede plaats gingen de stormen gepaard met een verhoogde influx van Toppereenden vanuit het IJsselmeer, waardoor de predatiedruk verhoogd was. In de winter van 1993/94 was, hoewel minder extreem, eveneens sprake van verhoogde stormactiviteit en verhoogde aantallen Toppereenden. Doorzicht en aantallen Kuifeenden suggereren een verdere afname. Daarna blijven de mosseldichtheden (wanneer gekeken wordt naar doorzicht en Kuifeend aantallen) stabiel op een laag niveau.

Gezien de verspreiding van de mosselen in 1993 zou de crash in de winter daarvoor zich moeten hebben geconcentreerd rond de Hoornsche Hop, in de winters daarna op het middengedeelte van het meer. In het IJmeer, waar in de winter van 1992/93 de chlorofylgehalten hoger en de zwevend stofgehalten lager waren, heeft in plaats van een crash een geleidelijke afname plaats gevonden die echter uiteindelijk even sterk was. De ontwikkelingen in het Markermeer worden niet weerspiegeld door die in het IJsselmeer.

Ondanks toename van de chlorofylgehalten (voedsel voor de mosselen) is tot nu toe geen herstel van de mosselpopulatie opgetreden. Het slechte doorzicht gaat gepaard met hoge zwevend stof gehalten, met name in de

---

maanden januari – maart. Uit de lengteverdeling van de mosselpopulatie blijkt dat zich elk jaar grote hoeveelheden broed op het beschikbare substraat afzetten, maar dat slechts weinig mosselen de winter door komen. Waarschijnlijk maakt de verminderde afdekking (en filtratie) door de mosselen de bodem gevoeliger voor opwerveling door de wind, en is vervolgens de afdekking van mosselen door bezonken slib sterker dan voorheen. Verhoogde sterfte in de winter zou dan herstel van de populatie tegenhouden. Dit mechanisme verklaart mogelijk ook de geleidelijke afname in het IJmeer.

Door de versterkte resuspensie is ook het laterale slibtransport versterkt, met name de oostwaartse verplaatsing. Het doorzicht is niettemin in het hele gebied verminderd, als gevolg van een toename van de hoeveelheid algen, maar vooral van zwevend slib. Op deze manier worden niet alleen de aantallen benthivore eenden door de mosselcrash nadelig beïnvloed, maar ook de groei van waterplanten en de aantallen herbivoren, en via verminderde vangbaarheid van vis de visetende watervogels. Behalve voor de natuurwaarden hebben de veranderingen in de waterkwaliteit mogelijk gevolgen voor functies als drinkwatervoorziening en CO<sub>2</sub>-vastlegging en voor bijv. vaargeulonderhoud en zwemwaterkwaliteit.

Door de van nature grote hoeveelheid zwevend slib in het Markermeer en de relatief lage algenconcentraties was de voedselsituatie voor de mosselen altijd al slechter dan in andere meren. Daardoor zijn ze gevoelig voor calamiteiten zoals een stormwinter. Het uitblijven van herstel over een periode van tien jaar geeft aan dat de kans op spontaan herstel gering is. Toch geeft de omvangrijke broedval die elke zomer plaatsvindt, aan dat na bepaalde maatregelen herstel van de populatie mogelijk moet zijn. Een permanent gezonde populatie kan worden bereikt als de achtergrondsituatie verbetert, d.w.z. als de hoeveelheid zwevend slib structureel vermindert. Dit kan enerzijds bereikt worden door het verwijderen van slib (slibvangen, circulatie met IJsselmeer), anderzijds door de gevoeligheid voor wind te verlagen (compartimentering, peilverhoging in de winter). Onderzoek is wenselijk om de haalbaarheid en effectiviteit van dit soort maatregelen te analyseren en om de meest gunstige locaties voor deze maatregelen te identificeren.

---

# 1 Inleiding

---

## 1.1 Algemeen

Uit de meest recente mosselkarteringen in het IJsselmeer (1999) en het Markermeer (2000) blijkt dat de dichtheden van de mosselen in het Markermeer zeer laag waren in vergelijking met de voorgaande kartering in 1993 (Brongers 1999, 2001). Als het verschil tussen deze twee karteringen een doorgaande afname vertegenwoordigt, is dit een zorgwekkende ontwikkeling. In dezelfde periode zijn een aantal andere, opvallende ontwikkelingen in het Markermeer opgetreden, die mogelijk verband houden met het verloop van de mosselpopulatie.

Sinds 1990 is een afname van het doorzicht en een toename van de hoeveelheid chlorofyl geconstateerd, die niet samen ging met een toename van de nutriëntconcentraties (Noordhuis 2000). Eerder is aannemelijk gemaakt dat de mosselen via filtratie een belangrijke, positieve invloed hebben op de waterkwaliteit (Lammens 1998, 1999), en het is dus geen vreemde gedachte om verband te leggen tussen de verslechterde waterkwaliteit en een mogelijke afname van de mosselpopulatie.

Ook het aantal benthivore watervogels is in het Markermeer sinds 1990 sterk afgenomen (Noordhuis 2000). Het IJsselmeer en Markermeer zijn door de grote aantallen watervogels die van dit gebied gebruik maken, aangewezen als wetland van grote, internationale betekenis, en resorteren daarom tegenwoordig onder de Europese Vogelrichtlijn. Van de ongeveer 350.000-400.000 watervogels die 's winters in het IJsselmeer en Markermeer verblijven, behoort drie kwart tot soorten die in meer of mindere mate van Driehoeksmosselen afhankelijk zijn. De soorten waarbij deze voedselbron op het menu overheerst, nl. Kuifeend en Tafeleend, zijn in het Markermeer sinds het begin van de jaren negentig sterk in aantal afgenomen.

Een afname van de dichtheid van de mosselen heeft mogelijk sterke effecten op zowel de waterkwaliteit als de natuurwaarden van het Markermeer. Daarom is het van belang deze afname nader te onderzoeken en de relaties met andere factoren te bestuderen. In een eerdere studie is ingezoomd op de mogelijke relatie tussen de populatieontwikkeling van de mosselen en (veranderingen in) de sedimentkarakteristieken (Hulsegge 2001). Dit rapport gaat nader in op deze relatie, en inventariseert bovendien andere potentiële oorzaken en gevolgen.

## 1.2 Leeswijzer

### Besproken gebied

Deze studie betreft het gehele Markermeer, inclusief IJmeer. Alleen de Gouwzee is onderbelicht, omdat hier geen mosselkarteringen zijn uitgevoerd. In de overige delen van het meer wordt behalve van de mosselkarteringen met bijbehorende bodemtyperingen gebruik gemaakt van zowel landelijke als regionale meetpunten voor waterkwaliteitsparameters, om een zo compleet mogelijk, ruimtelijk beeld te scheppen. Daarnaast is een vergelijking gemaakt met het IJsselmeer op grond van de beschikbare mosselkarteringen, enkele aanvullende mosselbemonsteringen en trends in waterkwaliteit op het centrale meetpunt Vrouwezand. In een enkel geval zijn ter vergelijking ook gegevens uit de randmeren (conditie mosselen Gooimeer) gebruikt.

---

## **Hoofdstuk 2**

In dit hoofdstuk worden de gebruikte methoden beschreven, met de nadruk op de berekeningen die nodig waren om de gegevens van verschillende bemonsteringen op elkaar af te stemmen.

## **Hoofdstuk 3**

In hoofdstuk 3 wordt de basis van deze studie beschreven; het geeft een overzicht van de beschikbare gegevens over de Driehoeksmosselen zelf. Met behulp van karteringen, lengteverdelingen, conditiebepalingen en berekeningen van de filtratiecapaciteit worden veranderingen van de Markermeerpopulatie in beeld gebracht en vergeleken met de gang van zaken in het IJsselmeer.

## **Hoofdstuk 4**

Zoveel mogelijk andere parameters zijn vervolgens onderzocht om de oorzaken en gevolgen van de veranderingen in de mosselpopulatie te analyseren, maar ook om het verloop van de mosselpopulaties tussen de verschillende karteringen te reconstrueren. Hoofdstuk 4, waarin de overige biota worden beschreven, besteedt om die reden extra aandacht aan de Kuifeend, de belangrijkste mosseleter. In dit hoofdstuk worden ook de waterkwaliteitsparameters besproken die rechtstreeks betrekking hebben op de voedselsituatie.

## **Hoofdstuk 5**

Hoofdstuk 5 besteedt aandacht aan de bodemsamenstelling en aan de invloed van weersomstandigheden (wind) op de waterkwaliteitsparameters en de daaraan gerelateerde processen. Om een nauwe relatie met de mosselen te garanderen, zijn de gegevens over de bodemsamenstelling hetzij betrokken uit de databank van de mosselkarteringen, hetzij aangepast op het meetnet.

## **Hoofdstuk 6**

In de discussie wordt tenslotte geprobeerd de veranderingen in de mosselpopulatie en andere natuurwaarden en hun oorzaken en gevolgen te reconstrueren.

## **Hoofdstuk 7 en 8**

In de laatste twee hoofdstukken worden conclusies getrokken, worden de implicaties voor het beheer besproken en worden aanbevelingen gedaan voor mogelijke maatregelen en nader onderzoek.

## 2 Methoden

---

In deze studie is gebruik gemaakt van een grote hoeveelheid gegevens van zeer uiteenlopende aard. In dit hoofdstuk wordt vooral uiteen gezet welke gegevens over Driehoeksmosselen beschikbaar waren en welke berekeningen zijn uitgevoerd om de gegevens van verschillende karteringen op elkaar af te stemmen. Daarnaast wordt een summier overzicht gegeven van de herkomst van de gebruikte vogeltellingen, waterkwaliteits- en weersgegevens.

### 2.1 Driehoeksmosselen

#### Karteringen

Uit het Markermeer en IJsselmeer zijn de volgende driehoeksmosselkarteringen beschikbaar:

Jaar	Markermeer	IJsselmeer	Eenheid	Bron
1969	noordelijke deel	volledig		Van Soest 1970
1976	westelijke deel, enkele locaties	volledig	biovolume	Van der Wal 1979
1981	volledig	volledig	dichtheidsklassen	Bij de Vaate 1982
1992	-	volledig	biovolume	Brongers 1999
1993	volledig	-	biovolume	Brongers 2001
1996	-	zuidelijke deel	biovolume	Brongers 1999
1997	IJmeer	-	biovolume	Huynen & Koenjer 1998
1999	IJmeer, 5 locaties	volledig	biovolume	RDIJ/Brongers 1999
2000	volledig	-	biovolume	Brongers 2001
2001	IJmeer, 5 locaties	-	biovolume	RDIJ

In dit rapport zijn alle genoemde karteringen behalve die van 1976 gebruikt. De bemonsteringen uit 1976 zijn als gevolg van de beperkte omvang wat betreft het Markermeer voor deze studie niet relevant. Van de overige bemonsteringen wordt ook de situatie in het IJsselmeer uitgewerkt, omdat dit voor de analyse van de veranderingen in het Markermeer van belang kan zijn.

De kartering uit 1969 is uitgevoerd op de hoekpunten van een grid van 3x3 km (Van Soest 1970), de karteringen vanaf 1981 op een grid van 2x2 km dat het gehele IJsselmeer en Markermeer omvat, met uitzondering van de Gouwzee. De kartering van 1981 is uitgevoerd door A. Bij de Vaate en gerapporteerd in o.a. Bij de Vaate 1982 en Bij de Vaate 1991. De bemonsteringen van 1992/93 en 1999/2000 vielen onder het biologische monitoringsprogramma van MWTL. De bemonsteringen van 1999/2000 zijn gerapporteerd in Brongers 1999 (IJsselmeer) en Brongers 2001 (Markermeer). De extra karteringen in het IJmeer en het zuidelijke IJsselmeer zijn projectmatig uitgevoerd door RDIJ (o.a. Huynen & Koenjer 1998).

Voor vergelijking van de kartering uit 1981 met die vanaf 1992 op hetzelfde grid, zijn de dichtheidsklassen van 1981 omgerekend naar biovolumes. De kartering van 1981 is uitgevoerd tussen april en augustus (Markermeer 17 mei - 15 juni, afgezien van een vijftal punten in het oosten die op 18 maart zijn bemonsterd) met een Van Veen happer met een oppervlakte van 440 cm<sup>2</sup>. Rond elk gridpunt zijn 10 monsters genomen op een cirkel

---

met een straal van 100 m rond het gridpunt. De monsters zijn aan boord verwerkt. De inhoud is ingedeeld in vijf klassen: 1) geen mosselen, 2) enkele solitaire mosselen, 3) kluitvorming, substraat gedeeltelijk begroeid, 4) losse kluitjes mosselen, substraat sterk bezet en 5) vrijwel aaneengesloten laag (mosselbank). Deze klassen zijn omgezet in aantallen. De aantallen van de 10 happen per locatie zijn gemiddeld en omgerekend naar dichtheden van mosselen groter dan 9 mm (N/m<sup>2</sup>). De uitkomsten daarvan zijn vervolgens ingedeeld in 9 dichtheidsklassen. De omrekeningsfactor van de oorspronkelijke vijf klassen naar aantallen en de berekende dichtheden per locatie waren niet meer beschikbaar; de indeling in de 9 klassen per locatie is echter gerapporteerd in Bij de Vaate 1982.

Voor omrekening naar biovolume is gebruik gemaakt van maandelijkse opnames van de lengteverdeling in 1981 op twee locaties in het Markermeer, twee locaties in het IJmeer en drie locaties in het IJsselmeer (basismateriaal Bij de Vaate). De als hierboven aangegeven berekende dichtheid per locatie heeft betrekking op het aantal mosselen groter dan 9 mm in juni/juli (Markermeer/IJmeer). Dit moest worden omgerekend naar het biovolume van de totale populatie in het najaar (oktober/november). Uit het verloop van de lengteverdeling in 1981 bleek dat het aantal mosselen groter dan 9 mm in het Markermeer tussen juli en september niet duidelijk veranderde (figuur 2.1). Ondertussen vond echter wel broedval plaats. De dichtheid in oktober/november werd berekend door de klassemiddens uit Bij de Vaate 1982 te corrigeren voor het gemiddelde percentage mosselen kleiner dan 10 mm in september - december.

Voor de omrekening naar biovolume is met mosselen die in het najaar van 2001 zijn opgevist uit het Markermeer en het IJsselmeer (Noordhuis & van Schie 2001) een curve geconstrueerd die het verband tussen schelpenlengte en biovolume beschrijft (figuur 2.2). Deze curve (combinatie van IJsselmeer en Markermeer) is geijkt op de ijklijn van lengteverdeling naar biovolume van ca. 30 ijklocaties in het Markermeer in 2000 (Koeman *et al.* 2001) en op grond daarvan werden de waarden vermenigvuldigd met een factor 1.58 (verschil tussen volume van openstaande, dode mosselen uit de diepvries en levende mosselen op locatie met ingesloten water; figuur 2.3). De resulterende formule is als volgt:

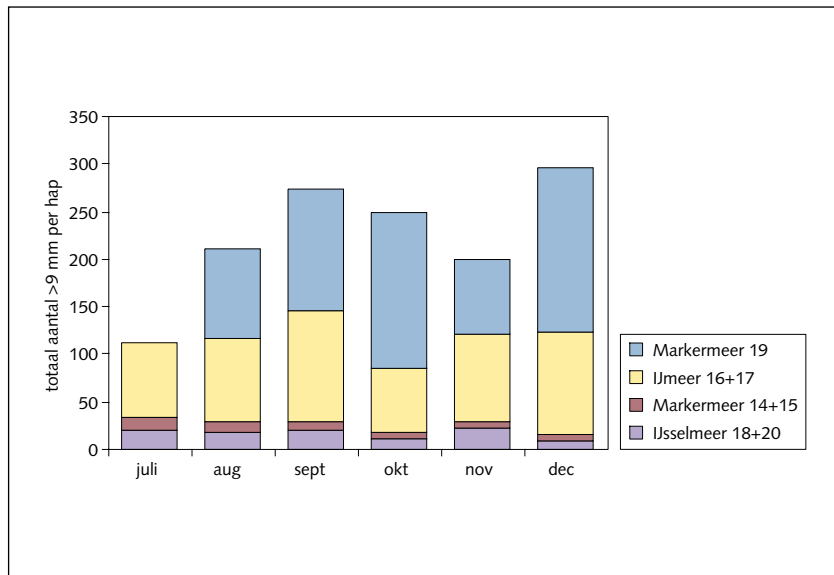
$$V = 0.000079 * L^{3.0182}$$

(V = biovolume in ml, L = schelpenlengte in mm)

Met behulp van deze formule is een biovolume uitgerekend van een populatie-eenheid met de opbouw van de gemeten lengteverdeling in september - december 1981. Het gemiddelde volume per schelp is vervolgens per locatie vermenigvuldigd met de berekende najaarsdichtheid per locatie. Daarbij zijn afzonderlijke berekeningen uitgevoerd voor Markermeer en IJmeer en voor IJsselmeer noord en zuid, volgens de indeling in deelpopulaties die naar voren komt in bijlage 1.

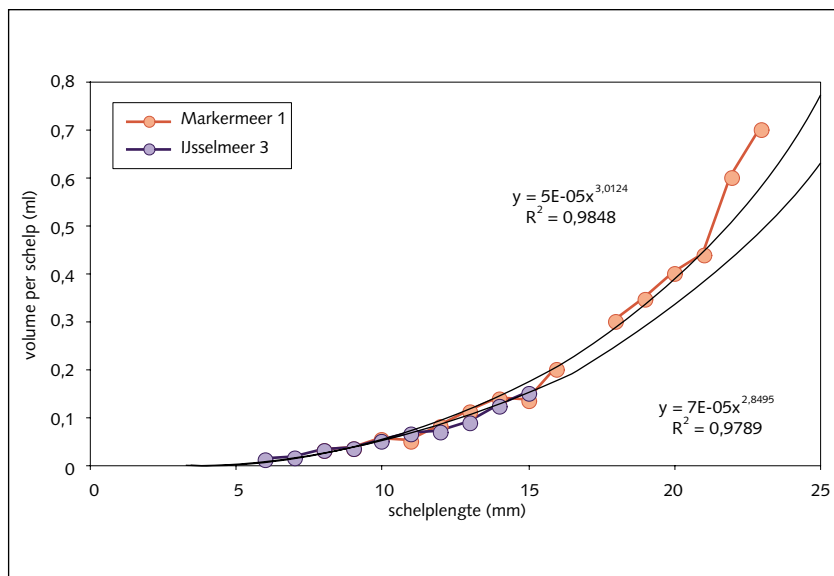
**Figuur 2.1**

Veranderingen in aantal mosselen groter dan 9 mm, verzameld op een zevental locaties (nummers in de legenda) in Markermeer, IJmeer en IJsselmeer, juli - december 1981 (Markermeer loc. 19; geen waarde uit juli). Voor de ligging van de locaties zie bijlage 1



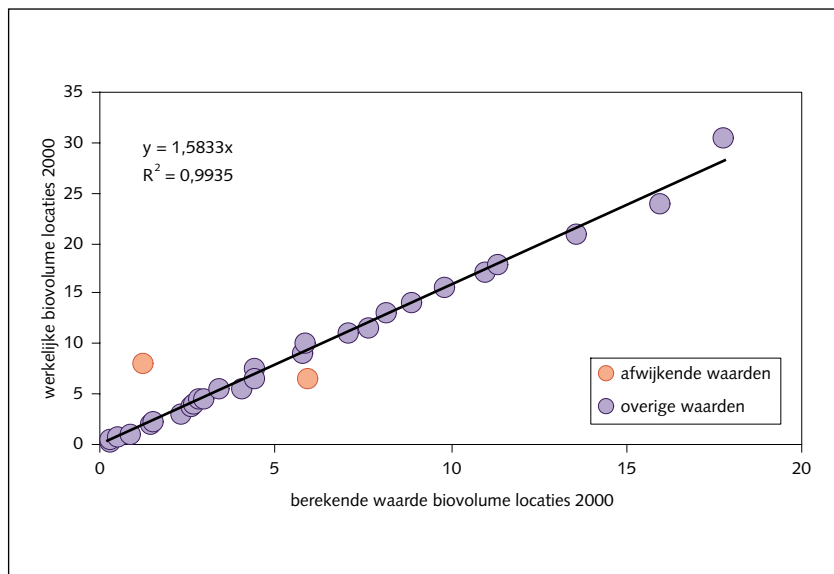
**Figuur 2.2**

Verband tussen schelpenlengte en biovolume in Markermeer (locatie 1; zie Noordhuis & Van Schie 2001) en IJsselmeer (locatie 3), najaar 2001. De afwijkende punten zijn niet gebruikt voor de berekening van de in de tekst gegeven curve. De curves zijn nog niet gecorrigeerd voor aanhangend water (vermenigvuldigen met 1.58; zie figuur 2.3)



**Figuur 2.3**

Verband tussen het via de lengteverdeling volgens de curve in fig. 2.2 berekende biovolume van ijklocaties van de Markermeer kartering van 2000 en het ter plekke gemeten biovolume. Het verschil (factor 1.58) is een gevolg van de veel kleinere hoeveelheid ingesloten/aanhangend water bij de mosselen die zijn gebruikt voor het opstellen van de ijklijn van lengte naar volume (figuur 2.2)



---

### Lengteverdeling, conditie, filtratie

Voor een analyse van veranderingen in de populatiesamenstelling, de conditie en de filtratiecapaciteit van de Driehoeksmosselen in het Markermeer is gebruik gemaakt van 1) onderzoek van A. bij de Vaate uit het begin van de jaren tachtig (bij de Vaate 1982, 1991), 2) de lengteverdelingen die in het kader van ijking van biovolume naar populatiesamenstelling zijn bepaald bij de MWTL karteringen (Koeman *et al.* 2000, 2001), 3) extra veldbemonsteringen in het najaar van 2001 (Noordhuis & Van Schie 2001) en 2002 (dit rapport) en 4) onderzoek naar de filtratiecapaciteit van H. Reeders, eind jaren tachtig (o.a. Reeders 1989, Reeders & Bij de Vaate 1992, Reeders *et al.* 1989).

In 2001 werden op 3 locaties in het Markermeer en 3 in het zuidelijke deel van het IJsselmeer mosselen verzameld voor het bepalen van de lengteverdeling en de conditie; in 2002 op 5 plaatsen in het Markermeer en 5 in het IJsselmeer (voor locaties zie bijlage 2). De mosselen zijn door de meetdienst van RDJ in het kader van deze rapportage verzameld met behulp van een mosselkor. De conditie is in dit rapport weergegeven als het drooggewicht van het vlees in relatie tot de schelpenlengte en het percentage dat dit gewicht uitmaakt van het totale drooggewicht. De dieren zijn daartoe verdeeld in lengteklassen van 1 mm. Schelp en vlees is gescheiden en afzonderlijk, maar met meerdere individuen per mm-klasse, gedurende 48 uur gedroogd bij 70°C. Het gewicht is bepaald tot op 0,001 mg nauwkeurig en gedeeld door het aantal gewogen individuen in de klasse.

### 2.2 Watervogeltellingen

Watervogeltellingen worden maandelijks vanuit een vliegtuigje uitgevoerd door RIZA afd. IH (M. van Eerden, M. Roos). Daarbij wordt langs de oevers van de meren gevlogen en worden de vogels genoteerd in vastgelegde sectoren, waarvan er langs de oevers van het Markermeer ongeveer 80 gelegen zijn.

Een bijzondere betekenis heeft de koppeling van de telgegevens van watervogels en de doorzichtwaarden uit MWTL en het regionale meetnet. Deze waarden zijn resp. via het voedselweb en via filtratie met de dichtheid van de mosselpopulatie verbonden. Van beide parameters worden maandelijks gegevens verzameld. Vogeltellingen worden uitgevoerd sinds 1980, terwijl de doorzichtgegevens aanzienlijk verder teruggaan. Deze twee parameters zijn in deze studie gebruikt om schattingen te maken van de mosseldichtheid in de jaren dat de populatie niet gekarteerd is, en van het verloop van de afname van de mosselen van jaar tot jaar, omdat dit met behulp van de mosselkarteringen alleen niet mogelijk is.

### 2.3 Waterkwaliteitsparameters

Om de oorzaak van de afname van de mosselen in het Markermeer te achterhalen is een zo breed mogelijk pakket van parameters onderzocht. Een groot deel van deze informatie is net als bij de mosselkarteringen verzameld in het kader van MWTL, en afkomstig uit DONAR (waterkwaliteitsparameters, mosselen met bijbehorende sedimentgegevens, macrofauna uit biotoopbemonsteringen). Ook gegevens uit het aansluitende regionale meetnet, uitgevoerd door RWS Dir. IJsselmeergebied (waterkwaliteitsparameters, opgeslagen in de decentrale DONAR van RDJ) zijn gebruikt. Voor de bij bemonstering gebruikte methoden wordt verwezen



---

naar de desbetreffende MWTL publicaties. Enkele parameters behoeven nadere uitleg:

#### **Doorzicht**

Het doorzicht is gemeten met een secchi-schijf. Voor de start van het MWTL programma Biologische Monitoring in 1992 is het doorzicht genoteerd tot op de halve decimeter nauwkeurig, daarna in hele decimeters. Gemiddelde doorzichten zijn berekend via de reciproke waarden.

#### **Chlorofyl**

Door een verandering van de analysemethode zijn de gegevens van 1986 en het eerste kwartaal van 1987 niet bruikbaar en de gegevens van 1985 minder betrouwbaar, en dienen de waarden van de jaren daarvoor met een factor 0.67 te worden vermenigvuldigd. In dit rapport zijn ook de waarden van 1985 met die factor vermenigvuldigd.

#### **Fosfor**

Door een tijdelijke overstap naar een andere analysemethode zijn de gegevens van totaal fosfor en orthofosfaat uit 2001 niet bruikbaar.

In de loop der jaren zijn bovenstaande gegevens op een vrij groot aantal meetpunten in het Markermeer verzameld. De exacte locaties zijn echter nogal eens gewijzigd, en een aantal meetpunten zijn slechts over korte perioden in gebruik geweest. Bijlage 3 geeft een voorbeeld van de mate van wijziging en (on)volledigheid in het meetnet. Omdat van 1981 op 1982 een relatief drastische wijziging van de meetlocaties is opgetreden, wordt in dit rapport het jaar 1982 bij veel analyses als startpunt gekozen. Reeksen met voldoende lengte zijn beschikbaar van vijf locaties: Markermeer Midden, Markermeer Noordoost, Hoornsche Hop, Gouwzee en IJmeer. De gegevens uit de Gouwzee zijn in deze studie niet gebruikt in verband met het ontbreken van mosselgegevens uit dit gebied en de atypische ligging. Het meetpunt Markermeer Noordoost is in 1993 verlegd naar Lelystadhaven. Gezien de nabijheid zijn deze gegevens in de analyses gecombineerd. Bij sommige analyses zijn de gegevens van Markermeer Midden op deze manier aangevuld met die van de locatie Uitdam en de gegevens van IJmeer Pampus oost met die van Pampus west, beide reeksen die tot en met 1981 lopen.

Ook het aantal metingen per jaar of per seizoen is in de loop der jaren nogal eens gewijzigd. De gegevens zijn daarom eerst per maand gemiddeld, daarna per jaar of seizoen. In sommige jaren (o.a. recente jaren) zijn op regionale locaties weinig of geen wintermetingen uitgevoerd, waardoor het vaststellen van trends in het winterseizoen problematisch is (bijlage 3).

## **2.4 Windgegevens**

Buiten MWTL is gebruik gemaakt van gegevens van het KNMI, in de vorm van uurgemiddelden van windsnelheid en -richting, zoals die via internet beschikbaar zijn. De meest relevante meetlocatie is station Houtrib, maar deze reeks loopt slechts t/m 1994. De reeks van station Lelystad loopt wel door, maar op dit station bleek de windsterkte een dalende tendens en daarmee een duidelijke divergentie te vertonen met de windsterkte op station Houtrib. Waarschijnlijk heeft dat te maken met de toenemende begroeiing en bebouwing rond station Lelystad, dat is gelocaliseerd op het plaatselijke vliegveld. Omdat het verloop van de windsterkte op Schiphol veel meer overeenkomst met dat van Houtrib vertoonde, is tenslotte gebruik gemaakt van een combinatie van Houtrib en Schiphol.

---

# 3 Resultaten Driehoeksmosselen

## 3.1 Biovolumes

De biovolumes die zijn gemeten in 1992/93, 1996/97 en 1999/2000 en de berekende volumes voor 1981 zijn weergegeven in figuur 3.1a en 3.1b. De verschillen in volumes tussen de opeenvolgende karteringen zijn weergegeven in figuur 3.2a en 3.2b. Een overzicht van gemiddelde biovolumes van de verschillende (deel)gebieden wordt gegeven in tabel 3.1. (Zie figuren volgende pagina's)

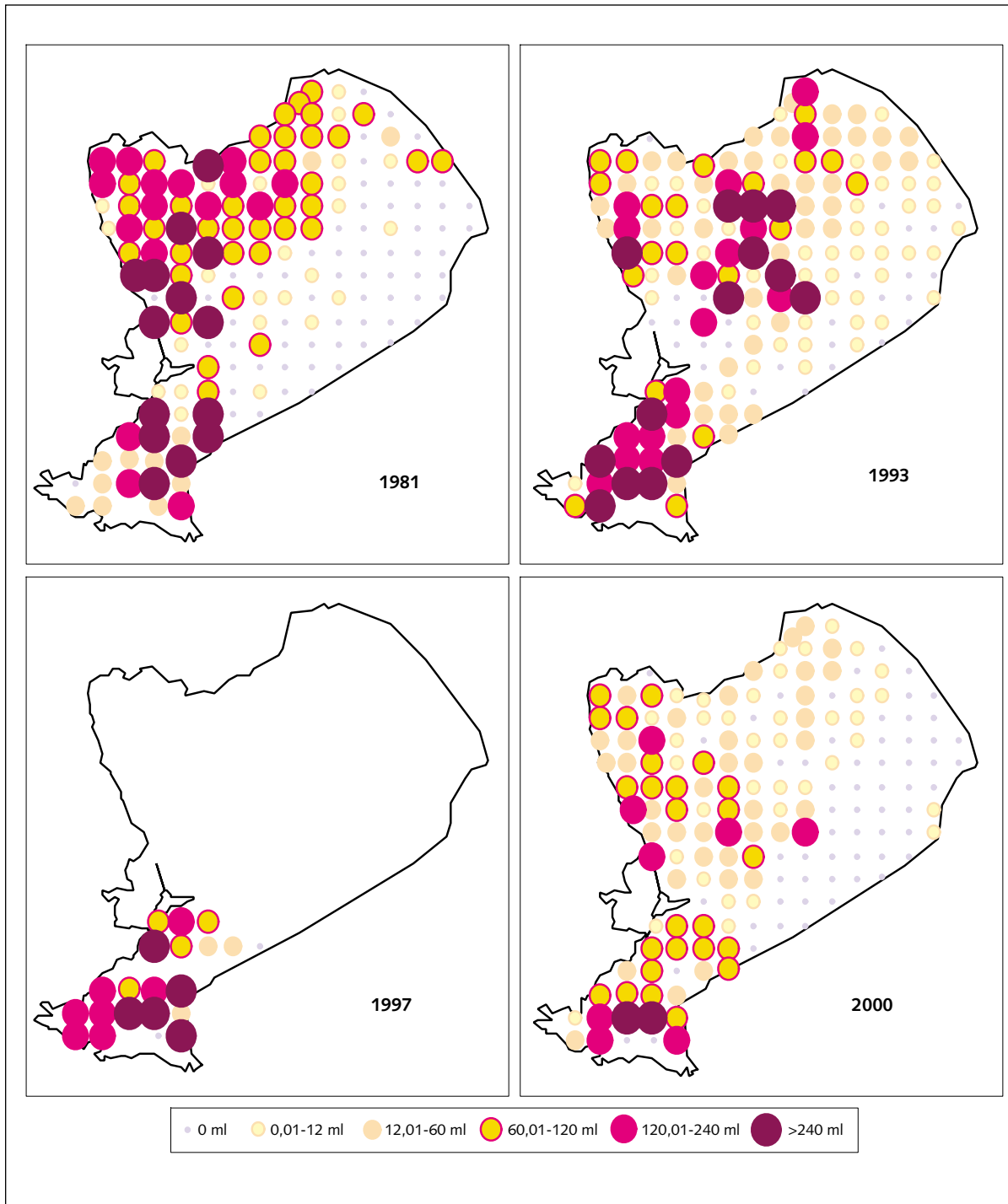
**Tabel 3.1**

Overzicht van gemiddelde biovolumes (ml/m<sup>2</sup>) in Markermeer, IJsselmeer en een aantal deelgebieden. N = aantal locaties dat in de berekening is gebruikt. Locaties die niet in alle aangegeven jaren zijn bezocht zijn niet meegenomen

	1981	1992	1993	1996	1997	1999	2000	2001
Markermeer totaal (N=162)	87		71				32	
Markermeer excl. IJmeer (N=141)	63		52				23	
IJmeer (N=21)	215		173				90	
IJmeer (N=17)	186		219		187		110	
IJmeer IJburg (N=5)	49		287		276	201	124	209
IJmeer excl. IJburg (N=12)	242		191		180		103	
Mark. excl. IJmeer en H.Hop (N=114)	43		49				16	
Hoornsche Hop (N=28)	152		65				56	
IJsselmeer totaal (N=279)	160	308				244		
IJsselmeer zuid (N=55)	545	535		446		633		
IJsselmeer overig (noord) (N=224)	65	252				149		

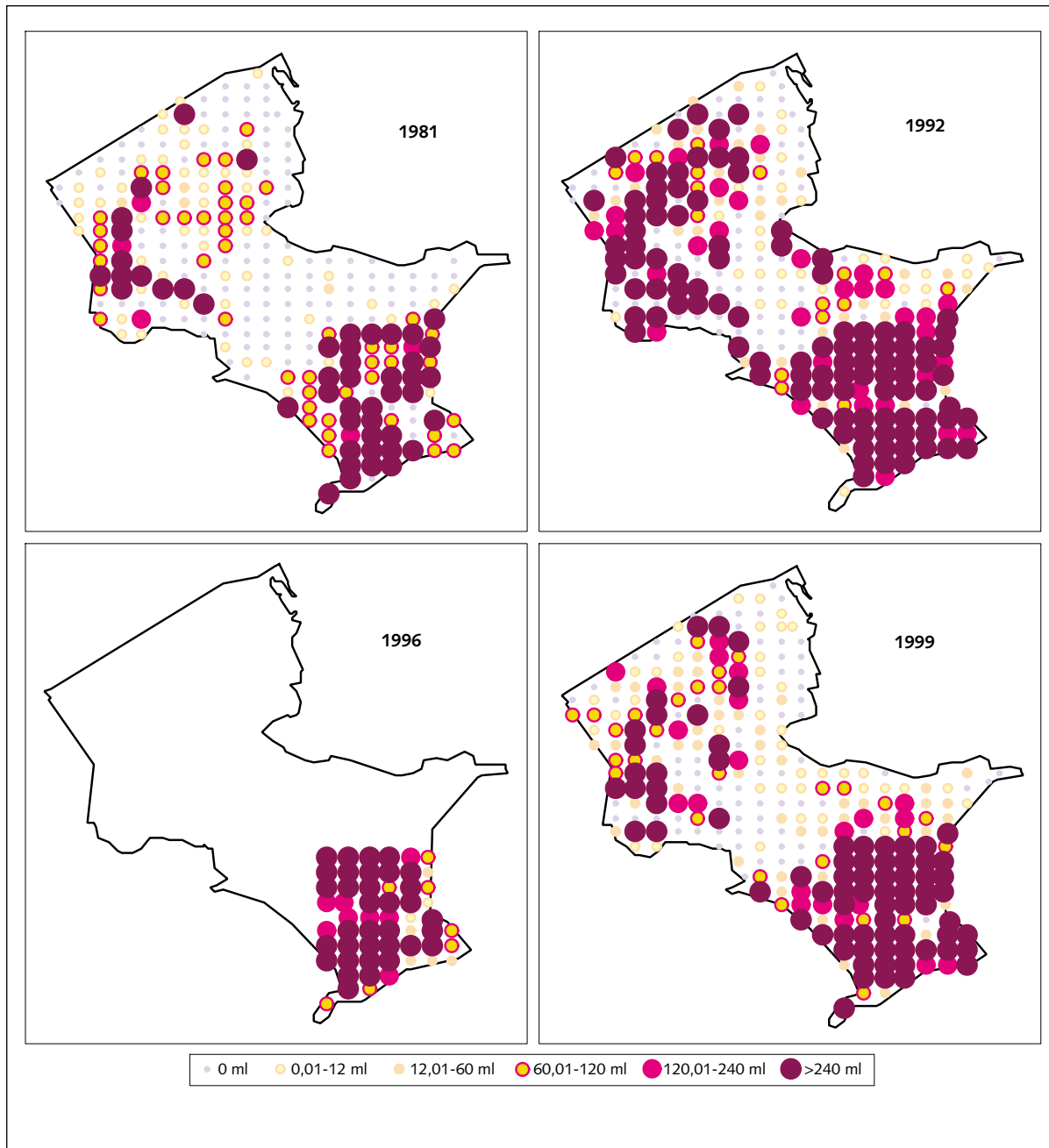
.....  
**Figuur 3.1a**

Biovolume (ml per m<sup>2</sup>) van Driehoeksmosselen in het Markermeer in 1981, 1993, 1997 (IJmeer) en 2000



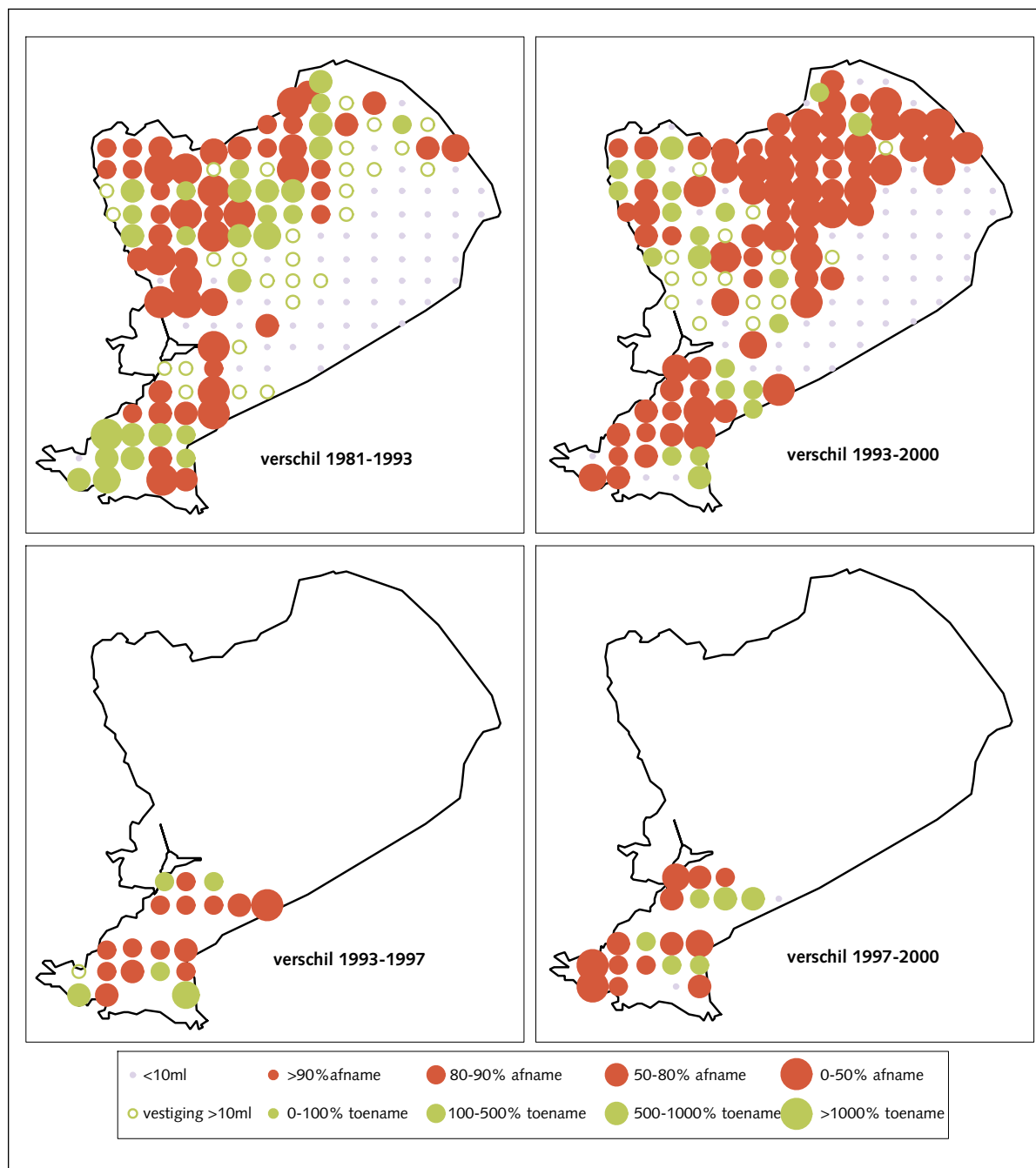
.....  
**Figuur 3.1b**

Biovolume (ml per m<sup>2</sup>) van Driehoeksmosselen in het IJsselmeer in 1981, 1992, 1996 (zuidelijk deel) en 1999



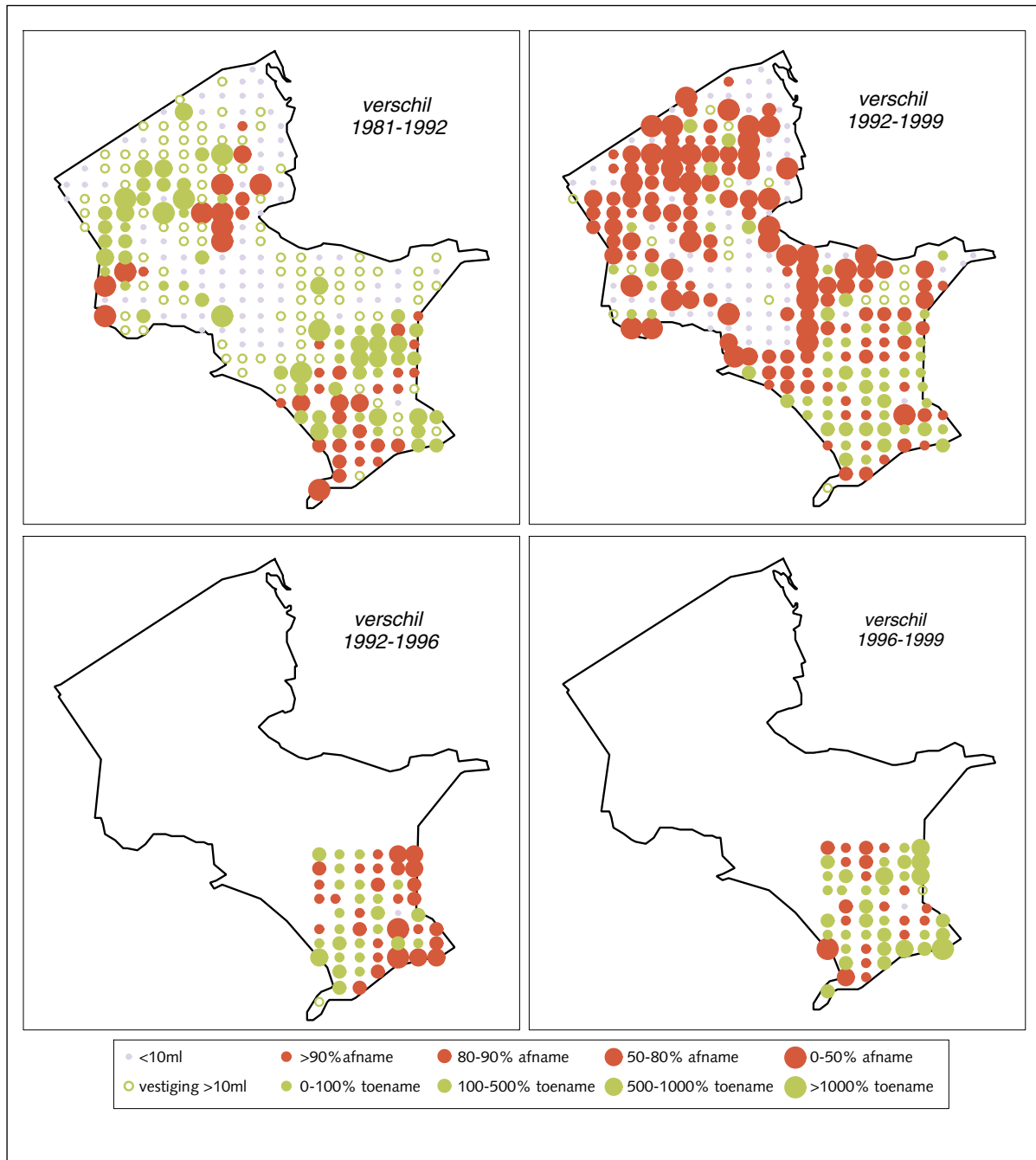
.....  
**Figuur 3.2a**

Procentuele verschillen tussen opeenvolgende mosselkarteringen (locaties met meer dan 10 ml biovolume in één van beide jaren) in het Markermeer en IJmeer (zie figuur 3.1a)



**Figuur 3.2b**

Procentuele verschillen tussen opeenvolgende mosselkarteringen (locaties met meer dan 10 ml biovolume in één van beide jaren) in het IJsselmeer (zie figuur 3.1b)



---

In het Markermeer waren de Driehoeksmosselen in 1981, 1993 en 2000 geconcentreerd in twee "deelpopulaties", één in het IJmeer en één in het westelijke deel van het Markermeer. Daartussen ligt ten oosten van Marken een gebied met lage dichtheden. In het IJmeer was het gemiddelde biovolume in alle drie de jaren meer dan drie keer zo hoog als in de rest van het Markermeer, vooral doordat in het oosten van het Markermeer in het algemeen zeer lage dichtheden of in het geheel geen mosselen werden aangetroffen.

In het IJsselmeer waren de biovolumes aanzienlijk hoger. Ook hier kan van twee deelpopulatie worden gesproken; één in het gebied tussen de Noordoostpolder en de Houtribdijk en één die zich concentreert rond de lijn tussen Kornwerderzand en Medemblik. De zuidelijke deelpopulatie is in vergelijking met de andere gebieden sterk aaneengesloten en lijkt ook relatief stabiel. In het gebied tussen Enkhuizen en Stavoren, waar zich diepe geulen bevinden, werden weinig mosselen gevonden, maar ook in de relatief ondiepe wateren voor de Friese kust ten noorden van Stavoren waren de dichtheden laag.

### **Vergelijking van biovolumes 1981-1992/93**

Omdat de mosselen in 1981 niet kwantitatief zijn bemonsterd, kleeft aan de vergelijking van de berekende biovolumes met de gemeten volumes uit 1992/93 een grote onzekerheid. Volgens de in dit rapport gevolgde methode was het biovolume in het Markermeer in 1993 iets lager dan in 1981, terwijl het volume in het IJsselmeer in 1992 twee keer zo hoog was als het berekende gemiddelde in 1981.

Van Eerden (1997) en De Leeuw (1997) constateerden op grond van een andere methode in het Markermeer een veel sterkere afname in de totale biomassa: van 218 miljoen kilo versgewicht in 1981 naar 86 miljoen kilo in 1993. In het IJsselmeer verdubbelde de biomassa volgens deze berekeningen van 397 miljoen kilo in 1981 tot 672 miljoen kilo in 1992. Aangenomen dat er een lineaire relatie bestaat tussen biomassa en biovolume, zou na verrekening met het meeroppervlak de verhouding tussen deze getallen en de corresponderende getallen in tabel 3.1 constant moeten zijn (mogelijk met een factor die per meer enigszins verschilt in verband met het verschil in conditie). In het IJsselmeer komen de verhoudingen tussen de methoden inderdaad ongeveer overeen: 2,2 in 1981 en 1,9 in 1993 (Van Eerden & de Leeuw: hier gehanteerde methode). In het Markermeer is de verhouding echter 3,6 in 1981 tegenover 1,7 in 1992. Dit suggereert enerzijds een lichte onderschatting in beide meren voor de biovolumes in 1981 volgens de in dit rapport gevolgde methode, anderzijds een sterke overschatting van de biomassa in het Markermeer in 1981 door Van Eerden en De Leeuw. Duidelijk is dat zowel in 1992 in het IJsselmeer als in 1993 in het Markermeer ten opzichte van 1981 een aanzienlijke uitbreiding van het areaal van de Driehoeksmossel was opgetreden. Ook dat lijkt in het Markermeer minder goed verenigbaar met een forse afname (ca. 60% volgens Van Eerden 1997 en De Leeuw 1997).

Op grond van de bovenstaande overwegingen kan worden geschat dat het biovolume in het Markermeer in 1993 18-30% lager was dan in 1981, terwijl het volume in het IJsselmeer in 1992 69-93% hoger was dan in 1981.

In het Markermeer was ook het verspreidingspatroon gewijzigd: in het IJmeer was de kern van de deelpopulatie opgeschoven naar het zuiden, terwijl de belangrijkste concentraties in het Markermeer in 1993 veel meer in het centrum lagen dan in 1981. Anders gezegd: de afname tussen 1981 en 1993 was zeer sterk geconcentreerd in de Hoornsche Hop (-57%), terwijl in het centrale deel van het meer mogelijk zelfs sprake is geweest



van enige toename. In het IJmeer was de totale afname tussen 1981 en 1993 ongeveer even groot als in de rest van het Markermeer (inclusief Hoornsche Hop). In het IJsselmeer leek vooral de noordelijke deelpopulatie in 1992 omvangrijker te zijn dan in 1981, terwijl het centrale deel van het gebied t.o.v. 1981 leek te zijn gekoloniseerd. In het zuiden van het IJsselmeer was geen sprake van hogere dichtheden in 1992 t.o.v. 1981 (dat dit in figuur 3.1b wel zo lijkt te zijn ligt aan de lage ondergrens van de hoogste volumeklasse in vergelijking met de lokale dichtheden, waardoor afname vaak niet resulteert in een lagere klasse; vergelijk figuur 3.2b).

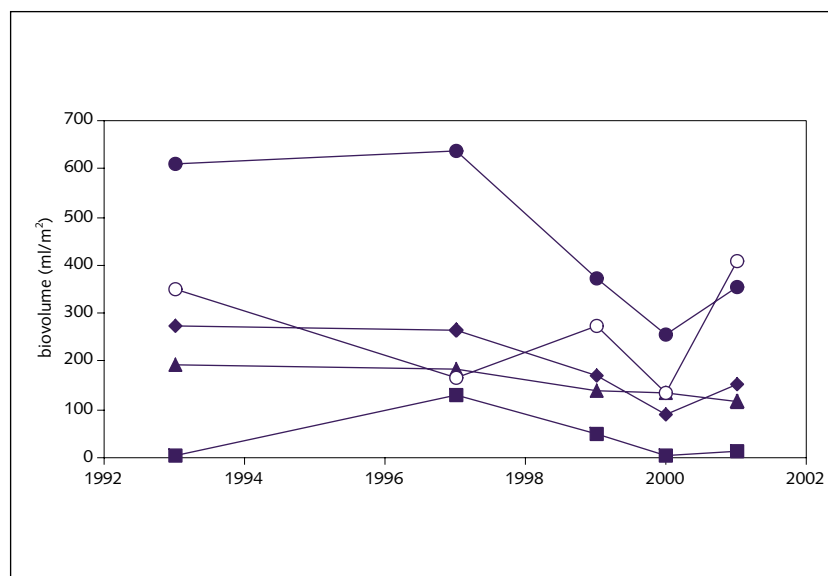
### Vergelijking van biovolumes 1992/93-1999/2000

In 2000 was in het Markermeer het biovolume van de mosselen gemiddeld 55% lager dan in 1993. Er was een sterke ruimtelijke verdeling van de mate van afname: in het centrum en het noordoosten sterke afname (-69%), in het zuidwesten was de afname relatief gering (figuur 3.2a). De concentratie in het centrum van het Markermeer was weer nagenoeg verdwenen, de bestanden in het westen waren lokaal weer enigszins aangesterkt. In de totale Hoornsche Hop was sprake van een geringe afname, in het westelijke deel van het IJmeer van een beduidende afname. In het IJsselmeer was het gemiddelde biovolume in 1999 iets lager dan in 1992 (-21%). Bij de biovolumes van de noordelijke deelpopulatie waren de verschillen echter groter (-41%), terwijl de volumes bij de zuidelijke deelpopulatie in 1999 vaak juist iets hoger waren dan in 1992 (gemiddeld +18%). Het centrale deel van het gebied leek in 1999 t.o.v. 1992 weer enigszins te zijn ontvolkt.

### Aanvullende inventarisaties IJmeer en Zuidelijk IJsselmeer

De aanvullende kartering van de mosselen in het IJmeer in 1997 liet gemiddeld lagere biovolumes zien dan in 1993 (figuur 3.1a). Hoewel daarna lokaal herstel optrad, was op deze locaties het gemiddelde volume in 2000 nog lager. Ten opzichte van 1997 was de afname in 2000 rond IJburg iets sterker dan op de overige locaties in het IJmeer, maar in 2001 trad bij IJburg enig herstel op (figuur 3.3). In het zuidelijke deel van het IJsselmeer zijn bij de extra kartering in 1996 relatief lage volumes gemeten. Bij de volgende kartering in 1999 waren de volumes hier echter hoger dan alle drie de voorgaande karteringen (figuur 3.1b).

**Figuur 3.3**  
Verloop van het biovolume op vijf locaties in het IJmeer rond IJburg

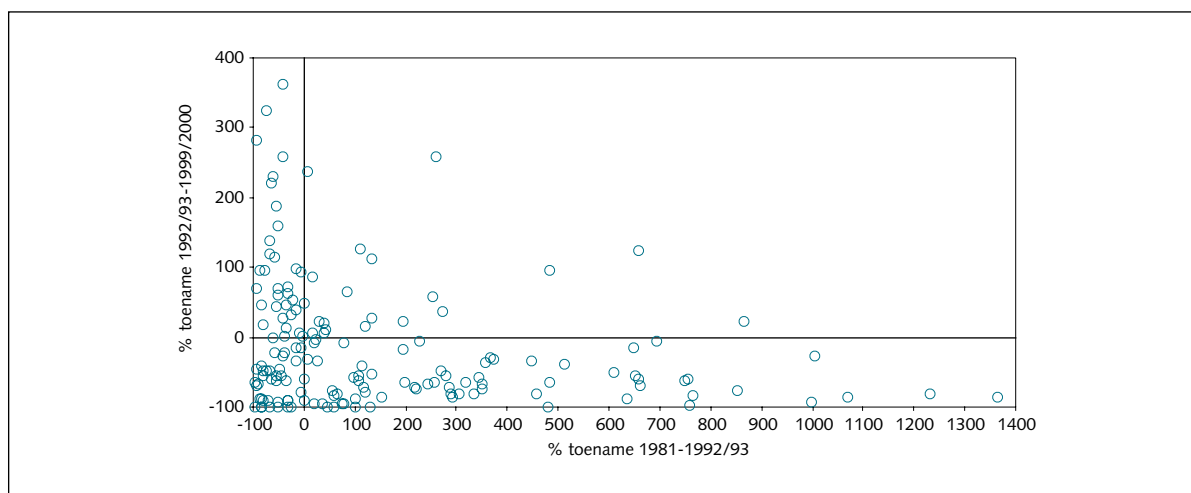


### Fluctuatie rond de trend

Uit de karteringen blijkt dat lokale concentraties van mosselen kunnen komen en gaan, en dat in gebieden waarin gedurende één van de beschouwde perioden een afname optrad, vaak een toename optrad in de daaropvolgende periode, en andersom. Voorbeelden zijn de opkomst en ondergang van de concentratie in het midden van het Markermeer (figuur 3.1a) en de afwisselende, min of meer alternerende toe- en afname in het westelijke versus oostelijke deel van zowel het zuidelijke IJsselmeer als het IJmeer (figuur 3.2a en b). In figuur 3.4 is de percentuele toename van alle locaties in het Markermeer en IJsselmeer tussen 1981 en 1992/93 uitgezet tegen de toename tussen 1992/93 en 1999/2000. Daaruit blijkt dat gebieden met de grootste toename in de eerste periode, vaak de grootste afname vertonen in de tweede periode en andersom. Het ruimtelijke patroon van toe- en afname is dus niet constant, en de totale trend wordt waarschijnlijk gedeeltelijk gemaskeerd door een soort dichtheidsafhankelijke recrutering. Afhankelijk van de oorzaak kan een verlaagde dichtheid op een bepaalde locatie betekenen dat substraat is vrijgekomen voor nieuwe vestiging, waardoor bij een volgende kartering herstel kan worden gemeten en vice versa.

**Figuur 3.4**

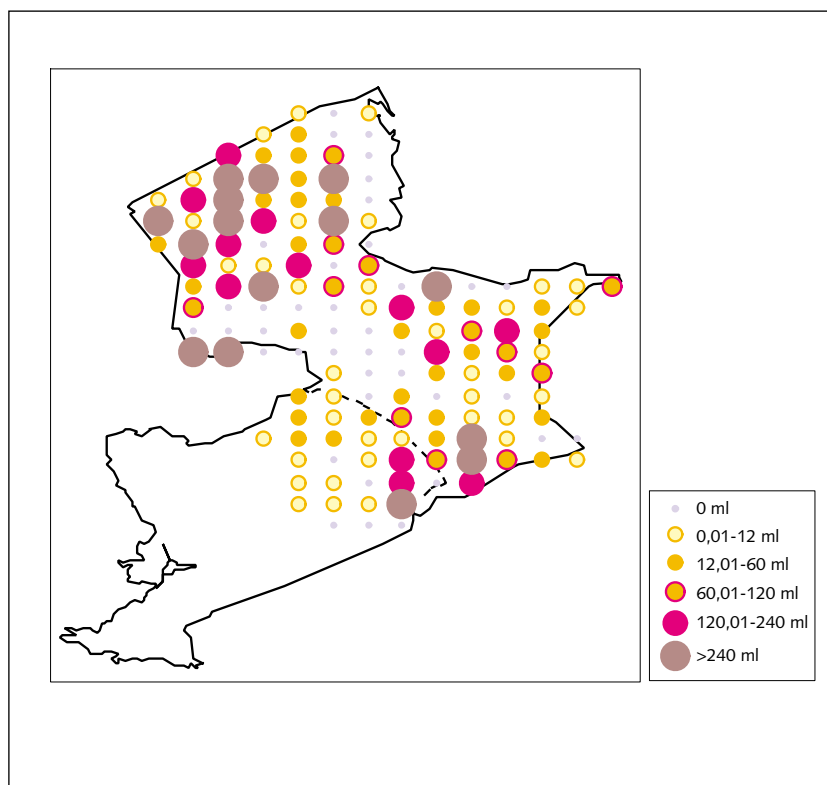
Mate van toename van het biovolume in de periode 1981 - 1992/93 in relatie tot de toename op dezelfde locaties in de periode 1992/93 - 1999/2000, IJsselmeer en Markermeer samen



### De kartering van 1969

In 1969 waren IJsselmeer en Markermeer nog niet door de Houtribdijk gescheiden. Patronen in stroming en sedimentatie waren daarom anders dan in de huidige situatie, zodat ook de omstandigheden voor de mosselen verschilden van de huidige. Hoewel van het huidige Markermeer in 1969 alleen het noordelijke deel werd gekarteerd, blijkt uit de resultaten dat het ruimtelijke patroon van mosseldichtheden aanzienlijk verschilde van het patroon in de jaren tachtig en negentig (figuur 3.5, verg. 3.1). Het meest opvallend zijn hoge dichtheden van Driehoeksmosselen ten westen van Lelystad, in de uiterste oosthoek van het huidige Markermeer. Bij Enkhuizen waren de dichtheden relatief laag. In het meest noordelijke deel van het IJsselmeer was de verspreiding vergelijkbaar met de huidige situatie, maar rond het inlaatpunt van het IJsselwater bij de Ketelbrug waren de dichtheden opvallend laag.

.....  
**Figuur 3.5**  
Biovolumes van Driehoeksmosselen in  
het IJssel- en Markermeer in 1969 (van  
Soest 1970)



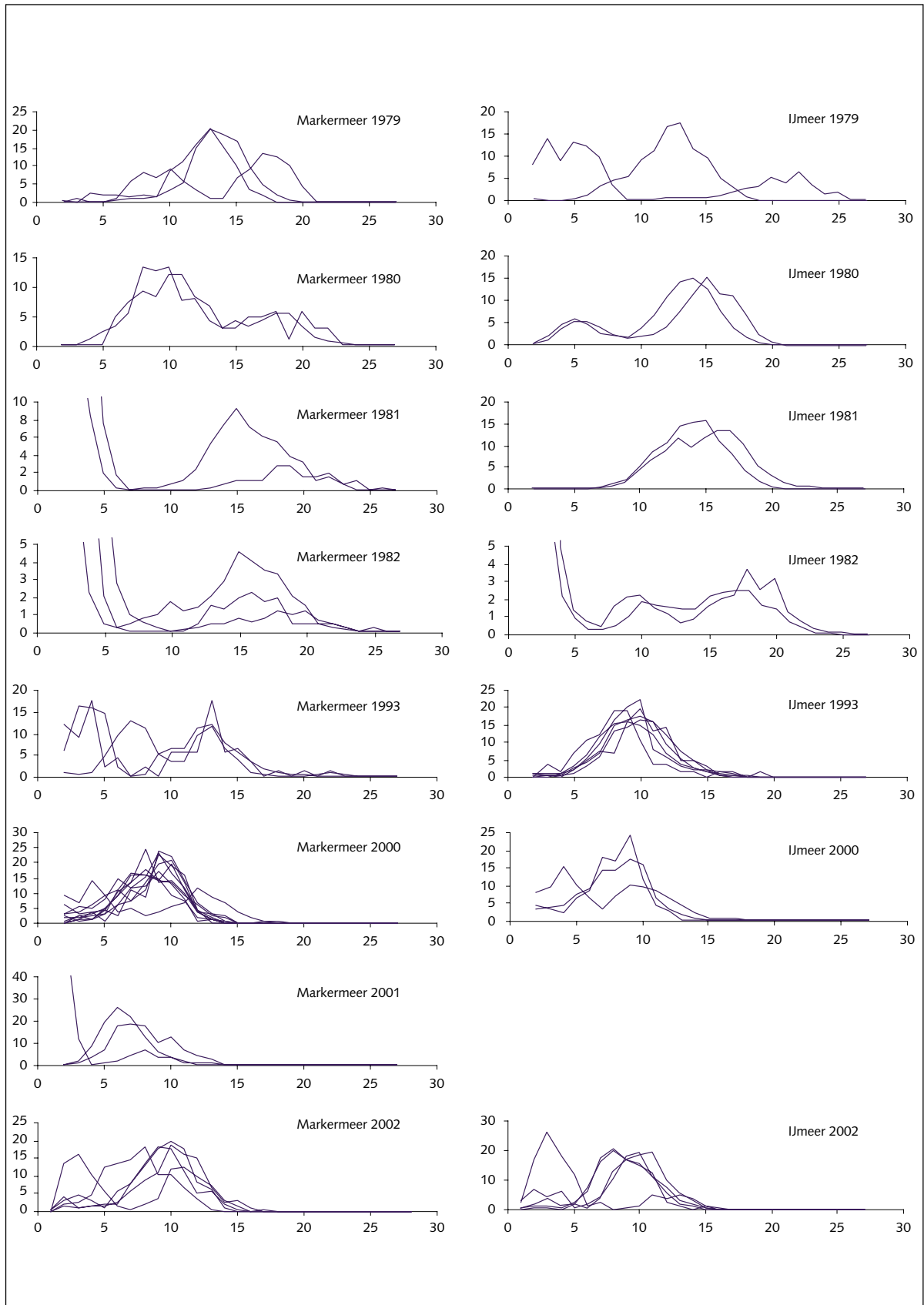
### 3.2 Lengteverdeling, groei en conditie

#### Lengteverdeling

De lengteverdeling van de mosselen kan van jaar op jaar, maar ook per locatie sterk verschillen (figuur 3.6a en 3.6b). In sommige jaren lijkt de populatiesamenstelling in het IJmeer meer systematisch te verschillen van die in het Markermeer bijv. in 1980 en 1993. In het IJsselmeer leek er in 1999 min of meer systematisch verschil te zijn tussen de recrutering in het zuidelijke deel enerzijds en het centrale en noordelijke deel anderzijds. In de jaren tachtig was er geen duidelijk verschil in de lengteverdeling van de bulk van de populatie tussen Markermeer en IJsselmeer, alleen de maximum lengte was met name in het zuiden van het IJsselmeer in het algemeen groter. In het Markermeer waren de mosselen in 1993, 2000, 2001 en 2002 echter aanzienlijk kleiner dan in 1979-82. De pieklengte lag in de recentere jaren rond de 9 mm, tegenover 13-16 mm in 1979-82, en mosselen groter dan 15 mm kwamen recent nauwelijks voor. In het IJsselmeer is minder duidelijk verschil te zien tussen recentere jaren en de periode 1979-82, maar vooral de maximum lengte lijkt in de recente jaren ook hier te zijn afgenomen.

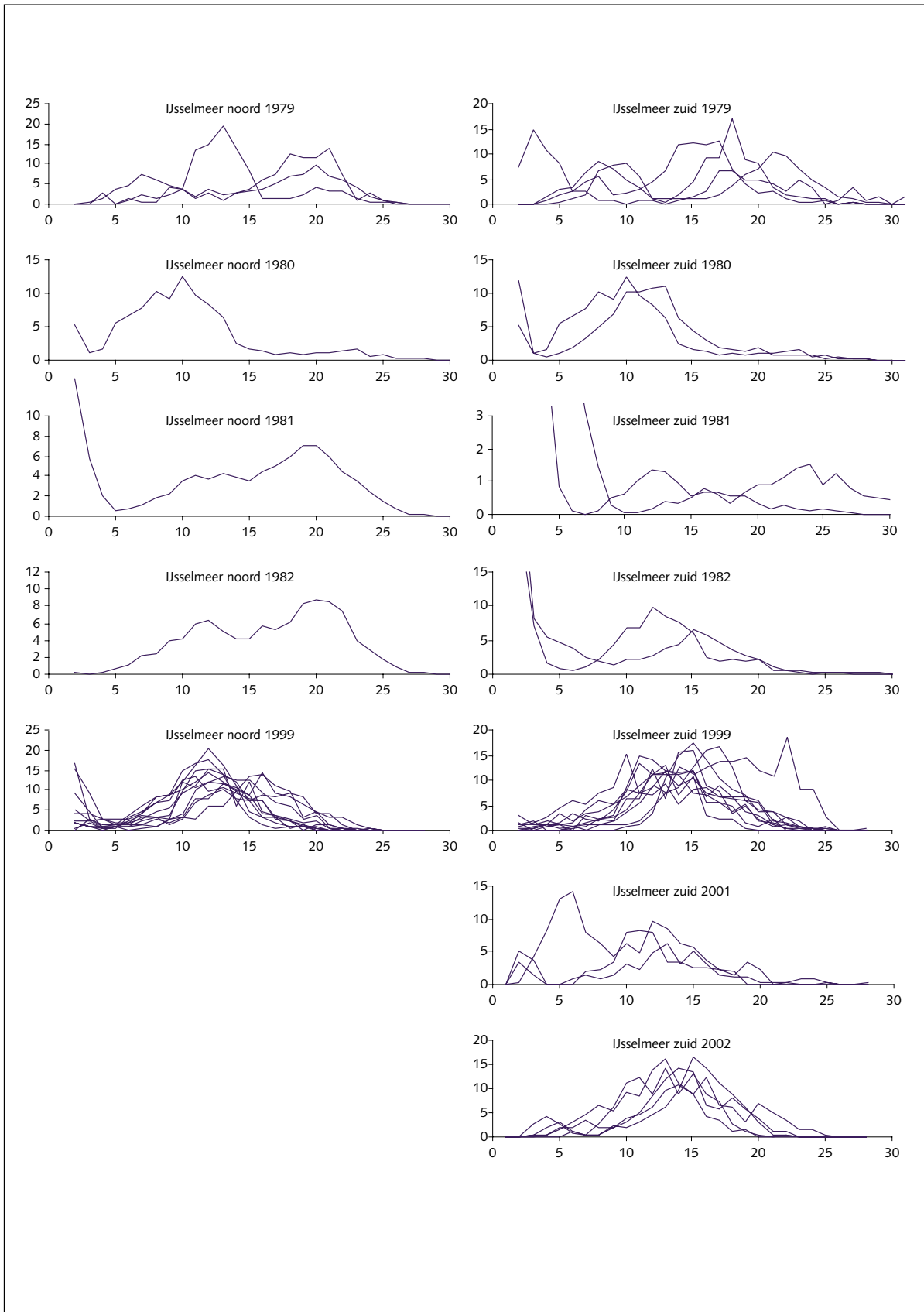
**Figuur 3.6a**

Lengteverdeling van de Driehoeksmosselen in het Markermeer en IJmeer. X-as: schelpenlengte in mm; y-as: % van het aantal gemeten mosselen. Elke lijn vertegenwoordigt een afzonderlijke locatie binnen het aangegeven gebied. De locaties en de onderverdeling Markermeer en IJmeer zijn weergegeven in bijlagen 1 en 2



**Figuur 3.6b**

Lengteverdeling van de Driehoeksmosselen in het noordelijke en zuidelijke deel van het IJsselmeer. X-as: schelpenlengte in mm; y-as: % van het aantal gemeten mosselen. Elke lijn vertegenwoordigt een afzonderlijke locatie binnen het aangegeven gebied. De locaties en de onderverdeling in noordelijk en zuidelijk IJsselmeer zijn weergegeven in bijlagen 1 en 2



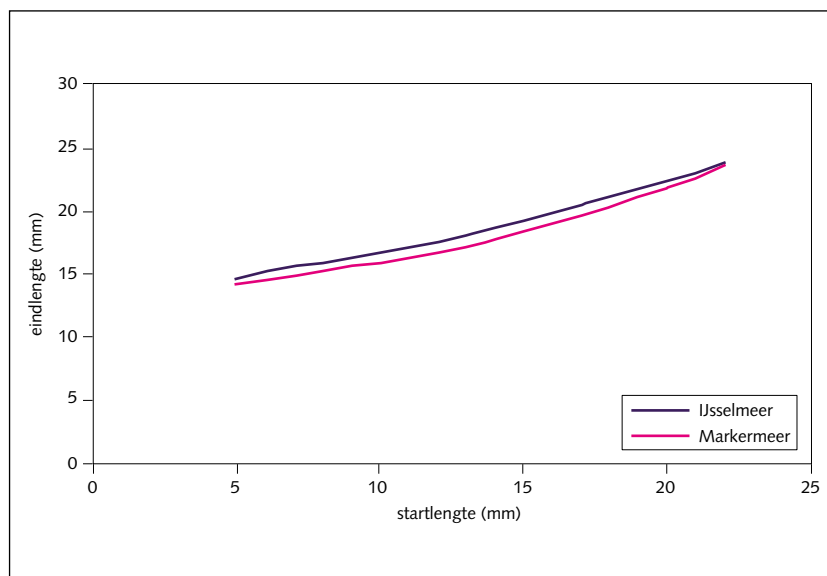
### Groei

Uit groeimetingen van gemerkte mosselen in 1980-82 bleek dat de groeisnelheid van mosselen in het Markermeer iets lager lag dan die in het IJsselmeer (figuur 3.7; bij de Vaate 1991).

In 1979-1982 werden op vaste locaties vrijwel maandelijks monsters genomen voor het bepalen van o.a. de lengteverdeling. Uit het verloop van de lengteverdelingen is op te maken dat in deze periode mosselen, afkomstig uit een vroege broedval (mei/juni) aan het einde van het seizoen (augustus/september) een lengte van gemiddeld ca. 9 mm bereikten. Mosselen uit een late broedval bleven hangen bij 2-4 mm, en bereikten in het volgende seizoen een lengte van gemiddeld ca. 15 mm. In het Markermeer zou dus in de periode 1979-82 de populatie, met een piek bij 13-16 mm, in het algemeen zijn overheerst door mosselen uit de broedval van het voorgaande jaar. Tenzij de groei zelf zeer vertraagd is, bestond de populatie in 1993-2001, met een piek rond 9 mm, dus in de regel uit mosselen van broedval uit het jaar van bemonstering. Alleen de lengteverdeling van de drie noordelijke monsters uit 1993 nemen een tussenpositie in. Onderzoek van de groeiringen van de mosselen uit 2002 wijst echter op een grote spreiding in de leeftijd van de mosselen van 9 mm, waarbij een deel van de mosselen uit het voorgaande jaar lijkt te stammen.

**Figuur 3.7**

Verband tussen de lengte van mosselen aan het begin van het groeiseizoen (startlengte) en de gemiddelde lengte aan het eind van het seizoen (eindlengte) in het IJsselmeer en Markermeer, volgens Bij de Vaate 1991

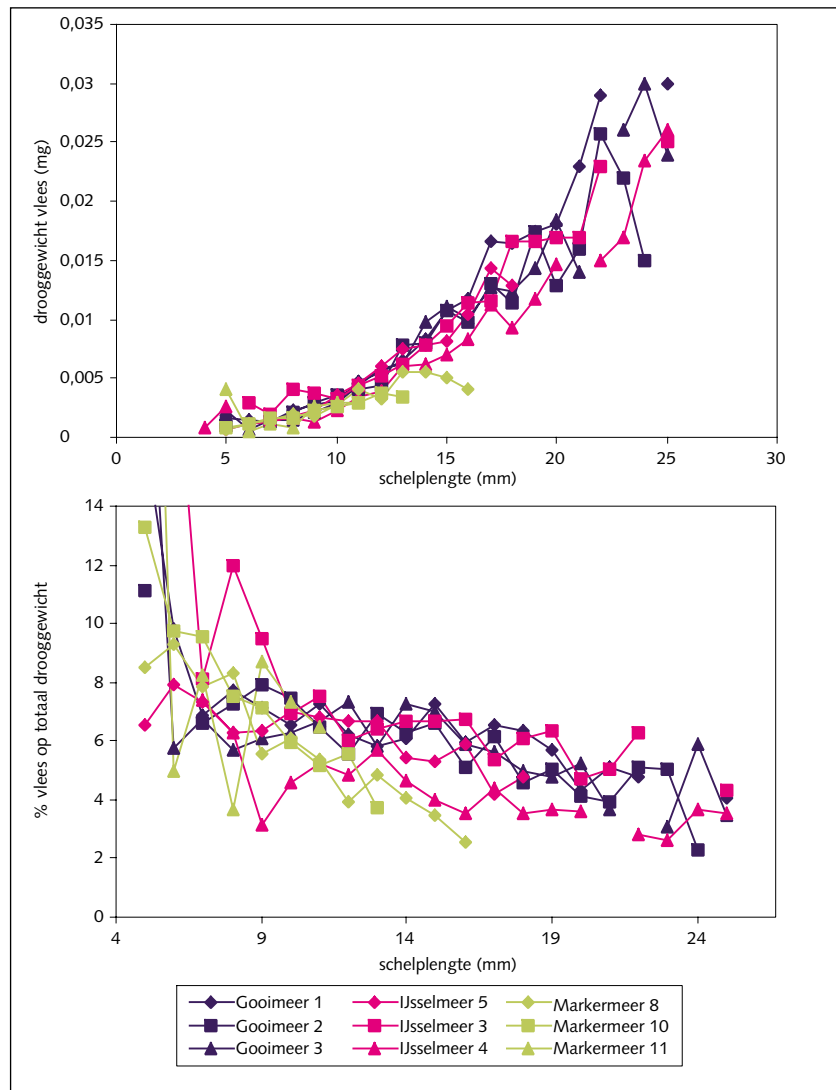


### Conditie

In de eerste helft van de jaren negentig werd geconstateerd dat de conditie van de mosselen afnam in de reeks noordelijk IJsselmeer - zuidelijk IJsselmeer - Markermeer. Bovendien was er een negatieve correlatie tussen conditie en waterdiepte (de Leeuw 1997). In oktober 2001 bleek de conditie in het Markermeer vooral bij lengtes van meer dan ca. 12 mm (mosselen uit het voorgaande seizoen) sterk achter te blijven bij die uit het (zuidelijke) IJsselmeer (en in nog sterkere mate bij mosselen uit het Gooimeer), terwijl mosselen van meer dan 15 mm nauwelijks te vinden waren in het Markermeer (figuur 3.8; Noordhuis & Van Schie 2001). Een negatieve relatie tussen conditie en diepte is niet gevonden, in het IJsselmeer is zelfs op de meest ondiepe locatie (IJsselmeer 3, 2,25 m) een duidelijk slechtere conditie gemeten dan op de twee andere locaties (4,0 en 4,3 m), waar de condities vergelijkbaar waren met die in het Gooimeer (Noordhuis & Van Schie 2001).

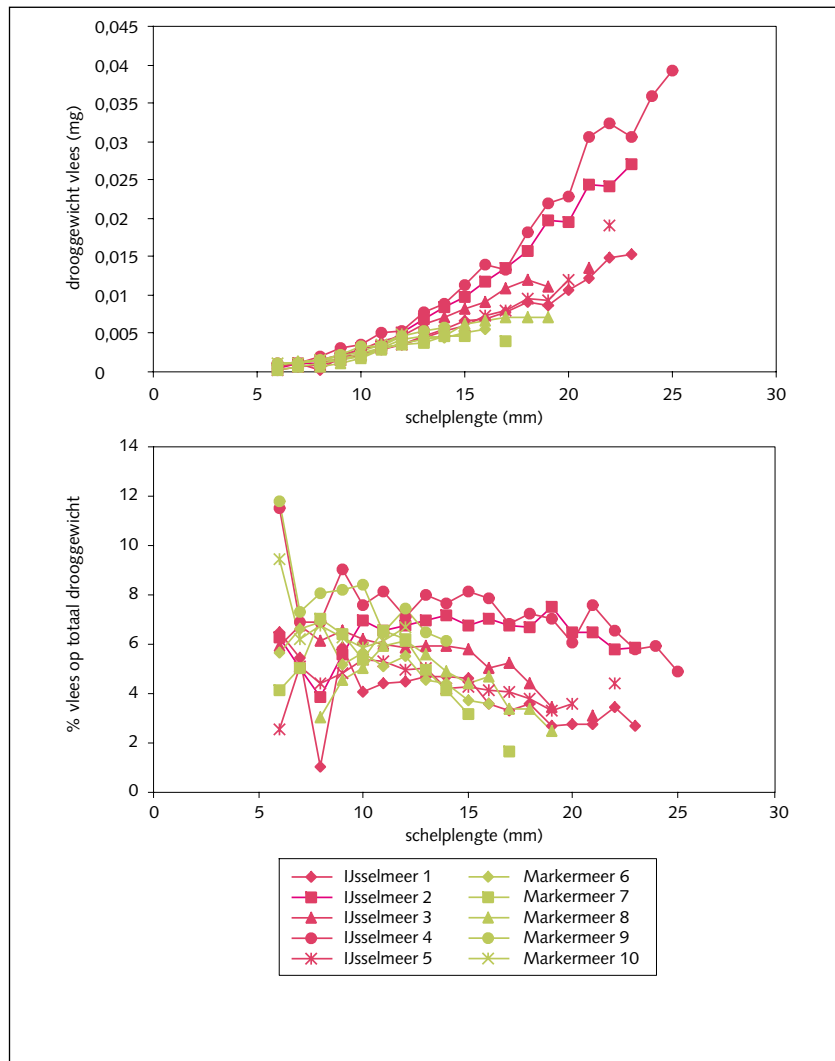
**Figuur 3.8**

Conditie van Driehoeksmosselen in het Markermeer, IJsselmeer en Gooimeer in oktober 2001. a) relatie tussen droog vleesgewicht en schelpenlengte, b) relatie tussen percentage droog vlees op totaal drooggewicht en schelpenlengte



In 2002 is de conditie bepaald op een wat groter aantal locaties, zodat ook een indicatie van de ruimtelijke verschillen in conditie kon worden verkregen (figuur 3.9). Hoewel de conditie van de grotere mosselen in het Markermeer iets beter was dan in 2001 is het beeld van de vergelijking tussen Markermeer en IJsselmeer min of meer identiek: naar mate de mosselen groter zijn, blijft het vleesgewicht van de mosselen in het Markermeer steeds meer achter bij dat van de mosselen uit het IJsselmeer, terwijl mosselen groter dan 15 mm opnieuw zeer schaars waren in het Markermeer. Vergelijking van de locaties binnen het Markermeer geeft aan dat de mosselen uit het midden en westen van het meer (locaties 8-10, zie bijlage 2) globaal een betere conditie hadden dan die uit het noorden (locaties 6 en 7). Net als in 2001 waren de grootste mosselen afkomstig van de locatie in het midden (locatie 8). In het IJsselmeer was de spreiding in het vleesgewicht groter dan in 2001. De mosselen uit de drie noordelijke locaties (locaties 2, 4 en in mindere mate 3) hadden de beste conditie, terwijl de conditie van met name de wat kleinere mosselen van de twee zuidelijke locaties die van de Markermeer-mosselen niet veel ontliep. De grotere mosselen (>15 mm) hadden echter ook in het zuiden van het IJsselmeer een betere conditie dan de mosselen uit het Markermeer en er werden aanzienlijk grotere lengten bereikt.

**Figuur 3.9**  
 Conditie van Driehoeksmosselen in het Markermeer en IJsselmeer in oktober 2002. Relatie tussen schelpenlengte en a) droog vlees gewicht en b) percentage vlees op totaal drooggewicht



Een andere indicatie van de conditie van mosselen uit het Markermeer wordt gegeven door AquaSense: mosselen in aquaria, die afkomstig waren uit Markermeer reageerden kort nadat ze vanuit het veld in aquaria waren overgebracht nauwelijks op aanraking, hadden een laag vleesgewicht, een slecht ontwikkelde opperhuid op de schelp en een hoge sterfte. Mosselen uit het IJsselmeer presteerden aanzienlijk beter. Overlevende mosselen uit het Markermeer knapten duidelijk op na enkele dagen in de aquaria te hebben doorgebracht (pers. comm. T. Burger, 2001).

### 3.3 Filtratiecapaciteit

De filtratiecapaciteit van een Driehoeksmossel is onder meer afhankelijk van zijn formaat (schelpenlengte), en wel volgens een S-vormig verband:

$$fc = 15,43 / (0,293 + 52,38e^{-0,367L})$$

fc = filtratiecapaciteit in ml per uur, L = schelpenlengte in mm (Reeders *et al.* 1989).

Het biovolume neemt volgens een derde macht toe met de schelpenlengte (zie hoofdstuk 2.1). Het verloop van de filtratiecapaciteit per eenheid



biovolume mosselen, is een product van deze twee relaties (figuur 3.10). In het algemeen neemt de filtratiecapaciteit per eenheid biovolume toe als het aandeel kleinere mosselen groter is. De waarden voor het Markermeer uit de jaren tachtig waren dan ook lager dan de recentere waarden (figuur 3.11): de berekende filtratiecapaciteit per (ml) mossel voor de populatie in 1993, 2000 en 2001 was hoger dan begin jaren tachtig. Het zelfde geldt voor het IJmeer en het IJsselmeer. Wel bestaat de populatie in het IJsselmeer nog steeds uit grotere mosselen dan die in het Markermeer en IJmeer, zodat de gemiddelde filtratiecapaciteit per mossel in het IJsselmeer nog steeds aanzienlijk lager is.

Voor vertaling van de filtratiecapaciteit naar de gehele populatie zijn de waarden uit figuur 3.11 verrekend met de dichtheden per jaar (tabel 3.2). Aan het verschil tussen de totale filtratiecapaciteit in 1981 en die in 1993 kan door verschillen in de methoden van de karteringen niet te veel waarde worden gehecht. Uitgaande van de in tabel 3.1 weergegeven biovolumes was er in het Markermeer en IJmeer weinig verschil in de totale filtratiecapaciteit in 1981 en 1993. Andere auteurs berekenden echter aanzienlijk hogere biovolumes voor 1981 (van Eerden 1997, de Leeuw 1997). Als gevolg van de sterke afname van de dichtheden halveerde tussen 1993 en 2000 de filtratiecapaciteit in het Markermeer en IJmeer, ondanks het grotere aandeel kleine mosselen.

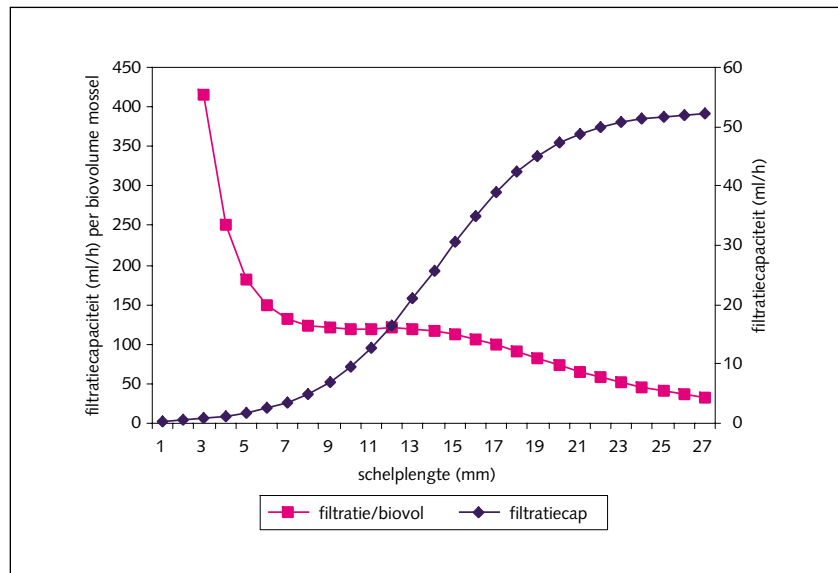
**Tabel 3.2**

Filtratiecapaciteit, in liters per etmaal per m<sup>2</sup>, van de populatie mosselen in 1981, 1993 en 1999/2000 in het Markermeer, IJmeer en IJsselmeer. Voor het IJsselmeer was uit 1993 geen lengteverdeling beschikbaar

	1981	1993	1999	2000
Markermeer	135	141		68
IJmeer	534	492		269
IJsselmeer	266		574	

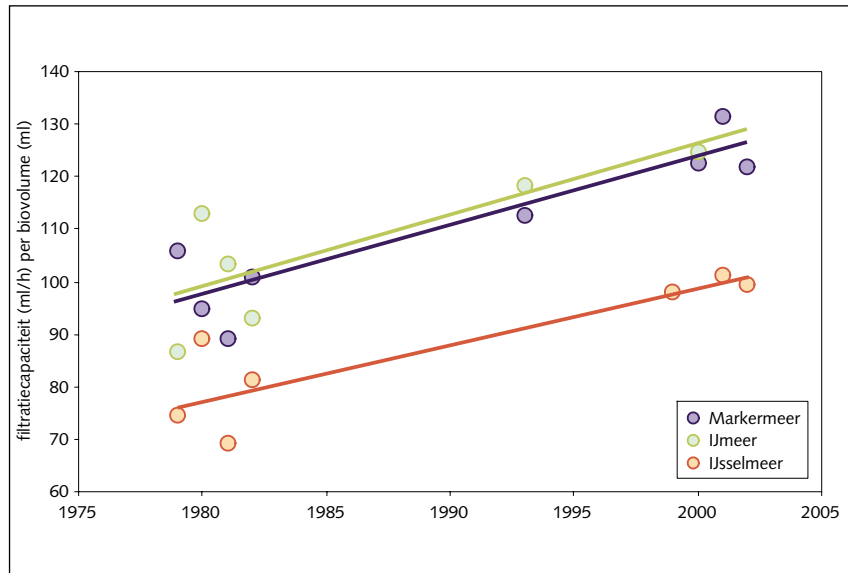
**Figuur 3.10**

Filtratiecapaciteit per mossel in relatie tot schelpenlengte en de filtratiecapaciteit per biovolume, berekend door combinatie met het verband tussen schelpenlengte en biovolume



**Figuur 3.11**

Filtratiecapaciteit per biovolume mosselen in het Markermeer, IJmeer en IJsselmeer, uitgaande van populatiesamenstelling volgens de gemiddelde lengteverdelingen per jaar.



### 3.4 Conclusies mosselen:

Het gemiddelde biovolume van de mosselen in het Markermeer was in 2000 55% lager dan in 1993, waarbij de afname was geconcentreerd in het centrale deel (-69%). In het IJmeer was het verschil iets kleiner dan in de rest van het meer. Vergelijking met 1981 is door verschillen in de bemonsteringsmethode moeilijker, naar schatting was het biovolume in 1993 18-30% lager dan in 1981. Deze afname was zeer sterk geconcentreerd in de Hoornsche Hop. De totale afname tussen 1981 en 2000 bedraagt naar schatting 63-68%.

In het IJsselmeer was het biovolume in 1999 in het noorden 41% lager, in het zuiden 18% hoger dan in 1992. In 1992 was het biovolume in het IJsselmeer 69-93% hoger dan in 1981, waarbij de toename geheel was geconcentreerd in het noorden en midden van het gebied.

De trends in de populaties zijn in ruimtelijke zin niet constant, er zijn aanzienlijke (dichtheidsgerelateerde) fluctuaties.

Groei en conditie waren in het Markermeer slechter dan in het IJsselmeer. In 2001 en 2002 was de conditie vooral bij grotere mosselen (>12 mm) in het Markermeer zeer slecht.

In het Markermeer werden in 1993 en vooral in 2000, 2001 en 2002 nauwelijks mosselen groter dan 15 mm gevonden. In tegenstelling tot de situatie in de jaren 80 en de (ook recente) situatie in het IJsselmeer leek de Markermeer (en IJmeer) populatie in 2000, 2001 en 2002 grotendeels te bestaan uit mosselen van minder dan een jaar oud.

De filtratiecapaciteit per eenheid biovolume is sinds de jaren tachtig toegenomen door een groter aandeel van kleinere mosselen. De totale filtratiecapaciteit is in het Markermeer en IJmeer echter fors afgenomen, tussen 1993 en 2000 met ruim 50%.

---

## 4 Overige biologische parameters

---

### 4.1 Predatie en concurrentie

De belangrijkste (gewervelde) predatoren van de Driehoeksmossel zijn de benthivore duikeenden Kuifeend, Tafeleend, Toppereend en Brilduiker, onder de vissen zijn de Blankvoorn en de Aal het meest relevant (in de nabije toekomst kan een recent gearriveerde exoot, de Gemarmerde Grondel *Proterorhinus marmoratus*, een rol gaan spelen). Bij de vogels is de predatiedruk het hoogst in de winter omdat de aantallen vogels dan het hoogst zijn, terwijl bovendien in de (na)zomer vaak op andere prooi-soorten gefoerageerd wordt. De predatiedruk door vis is juist in de zomer het hoogst, omdat de koudbloedige vis bij lage watertemperaturen aanzienlijk minder actief is. Recent zijn, via predatie dan wel concurrentie, ook twee uit ZO-Europa afkomstige exoten, nl. de slijkgarnaal *Corophium curvispinum* en de vlokreeft *Dikerogammarus villosus*, die zich in Nederland als agressieve predator gedraagt, mogelijk van invloed.

#### Benthivore watervogels

Een vijftal watervogelsoorten komt in aanmerking als predator van Driehoeksmosselen: Kuifeend, Tafeleend, Toppereend, Brilduiker en Meerkoet. De Meerkoet is omnivoor en voedt zich behalve met evertrebraten ook met planten. In verband met zijn beperkte duikvermogen (niet veel dieper dan 2-3m) is het grootste deel van de mosselpopulaties van Markermeer en IJsselmeer voor deze soort niet beschikbaar, en de aantalsontwikkelingen zijn in de eerste plaats verbonden aan de ontwikkelingen in de beschikbaarheid van waterplanten. Het aantalsverloop van de vier andere benthivoren kan informatie geven over de dichtheidsveranderingen van de mosselpopulaties. Het aantalsverloop van deze vier soorten is weergegeven in figuur 4.1.

Het aantal vogels is behalve van het voedselaanbod ook afhankelijk van de populatieontwikkelingen en van het weer. Als maat voor de populatieontwikkelingen is in figuur 4.1 het verloop van het seizoensgemiddelde van het totaal aantal vogels in de zoete rijkswateren vergeleken met het aantal in het IJsselmeer en Markermeer. Weersomstandigheden zijn vooral van invloed als er sprake is van ijsbedekking. Dat was met name het geval in de seizoenen 1981/82, 1984/85, 1986/87, 1995/96 en 1996/97. Door de afwezigheid van vogels bij ijsbedekking zijn de gemiddelde waarden in deze seizoenen lager, wat bij alle soorten duidelijk zichtbaar is in figuur 4.1. Tegen deze achtergrond is het opvallend dat vooral in het Markermeer de aantallen van Kuifeend, Tafeleend en Brilduiker overeenkomstige trends vertonen. Alle drie waren ze relatief talrijk in het begin van de jaren tachtig en omstreeks seizoen 1989/90, en minder talrijk in het midden van de jaren tachtig en vooral in de jaren vanaf seizoen 1992/93. De Toppereend vertoont een ander beeld. In het IJsselmeer was deze soort plotseling veel talrijker dan voorheen vanaf seizoen 1988/89. In tegenstelling tot Kuif- en Tafeleenden komt deze soort ook in zout water voor en de aantallen in het IJsselmeergebied worden waarschijnlijk mede beïnvloedt door de beschikbaarheid van mosselen (*Mytilus edulis*) in de Waddenzee. In het algemeen verblijft ruim 95% van de Toppereenden in het gebied op het IJsselmeer, maar in de periode 1991-94, in het bijzonder seizoen 1992/93, waren de aantallen op het Markermeer sterk verhoogd.

---

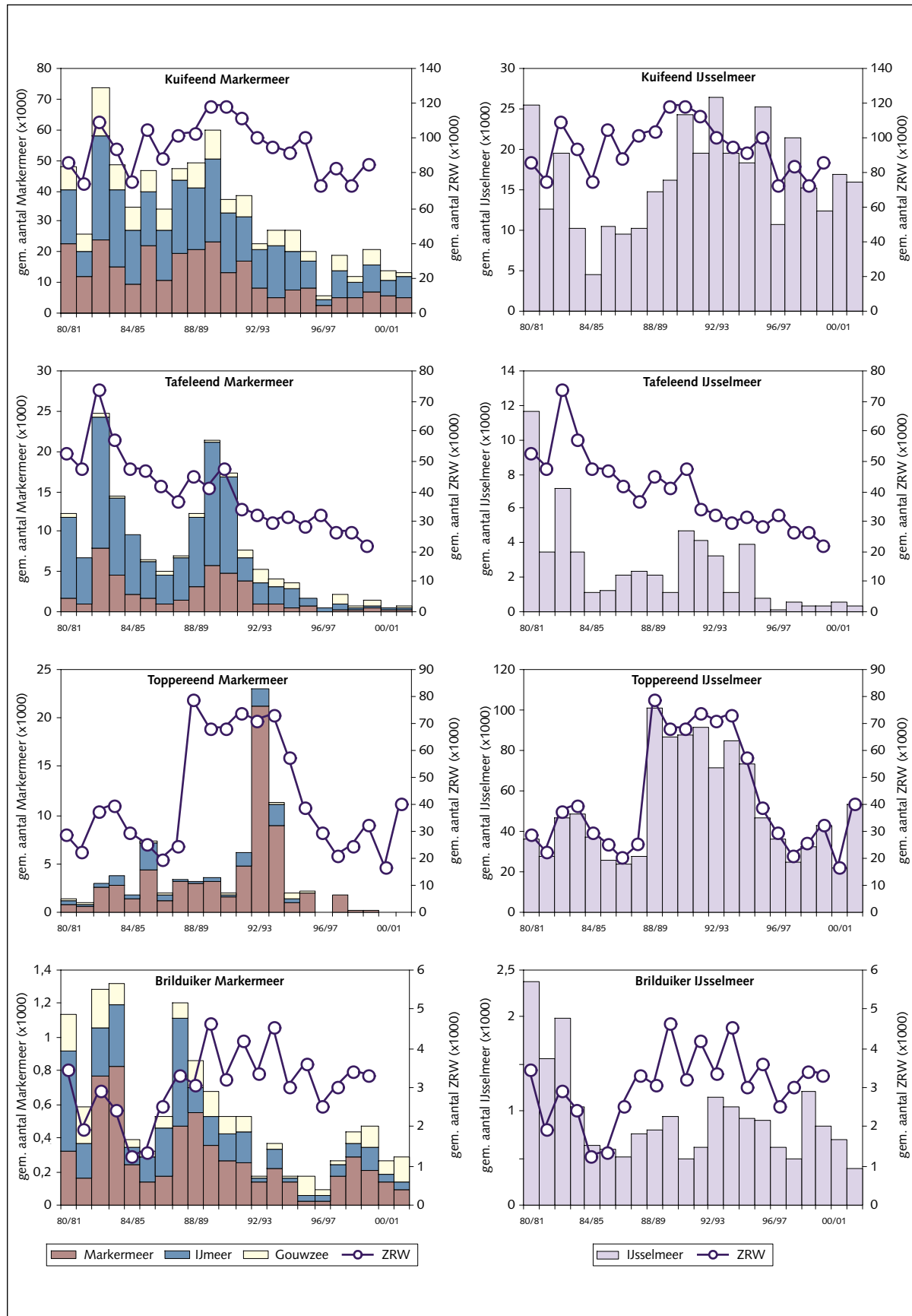
Van de vier benthivore eenden zijn de Kuifeend en de Toppereend in het gebied het meest van Driehoeksmosselen afhankelijk. De Brilduiker heeft een breder voedselspectrum dat ook andere bodemfauna en kleine vis omvat. Hij komt bovendien in beperkte aantallen voor.

De Tafeleend foerageert behalve op mosselen ook op muggenlarven en waterplanten. De afname in het Markermeer is bij deze soort binnen het IJsselmeergebied gecompenseerd door een sterke toename in de randmeren, die verbonden is aan de toename van kranswieren. Dit geldt in mindere mate ook voor Kuifeenden, want ook Driehoeksmosselen namen in de loop van de jaren negentig toe in de randmeren.

In het Markermeer lijkt rond seizoen 1992/93 sprake te zijn geweest van een kentering, met tijdelijk hoge aantallen Toppereenden en sterk afnemende aantallen bij de andere drie soorten. Uit figuur 4.2 blijkt hoe dit seizoen afwijkt van de gemiddelde situatie in de voorgaande seizoenen. De lage aantallen Kuifeenden in november – april (figuur 4.1) werden voorafgegaan door juist verhoogde aantallen in augustus – oktober. In die maanden waren ook de aantallen in het IJsselmeer relatief hoog, maar hier bleven ze doorstijgen tot in december, terwijl de aantallen in het Markermeer daalden tot ruim onder het gemiddelde. Het aantal Toppereenden was echter in december uitzonderlijk hoog, zonder dat sprake was van verlaagde aantallen in het IJsselmeer. Dat laatste was overigens wel het geval in februari, toen eveneens relatief grote aantallen in het Markermeer werden geteld.

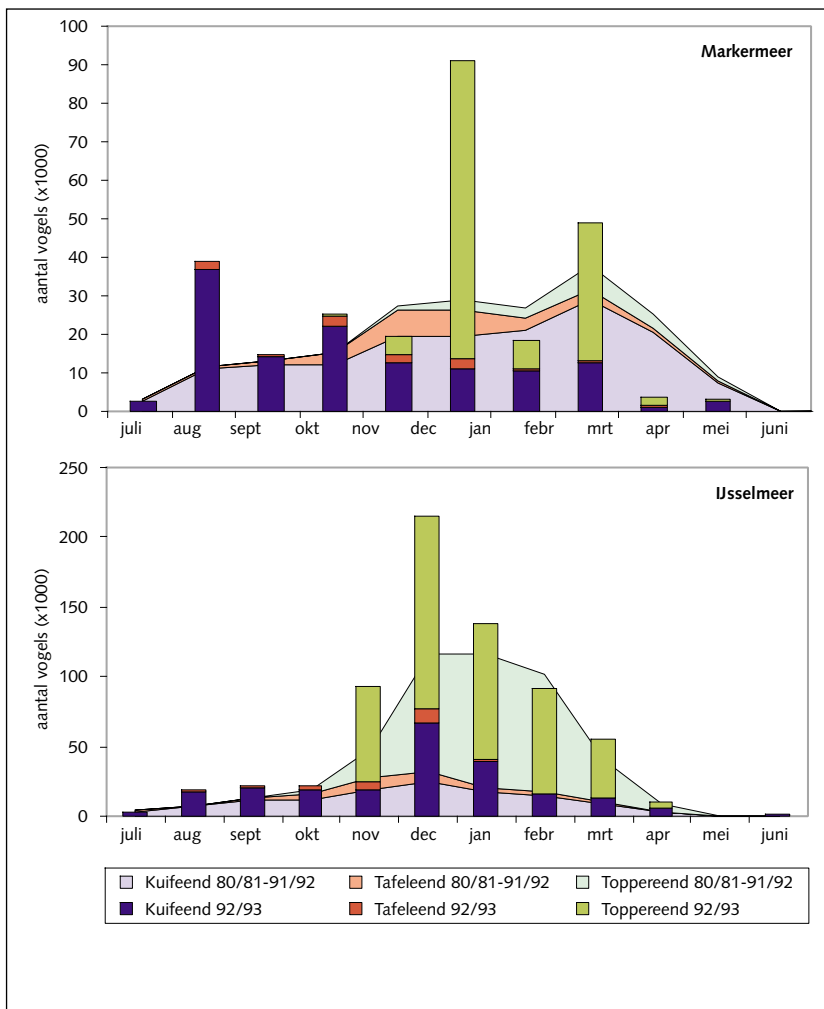
**Figuur 4.1**

Aantalontwikkelingen benthivore duikeenden (gem. aantal november-april; linker as; gegevens M.R. van Erden) in vergelijking met de ontwikkelingen in de zoete rijkswateren als geheel (ZRW: gem. aantal september-april; rechter as; gegevens SOVON)



**Figuur 4.2**

Aantalsverloop van benthivore water-  
vogels in seizoen 1992/93, vergeleken  
met het gemiddelde aantalsverloop in  
de seizoenen 1980/81 t/m 1991/92  
(gegevens M.R. van Eerden)

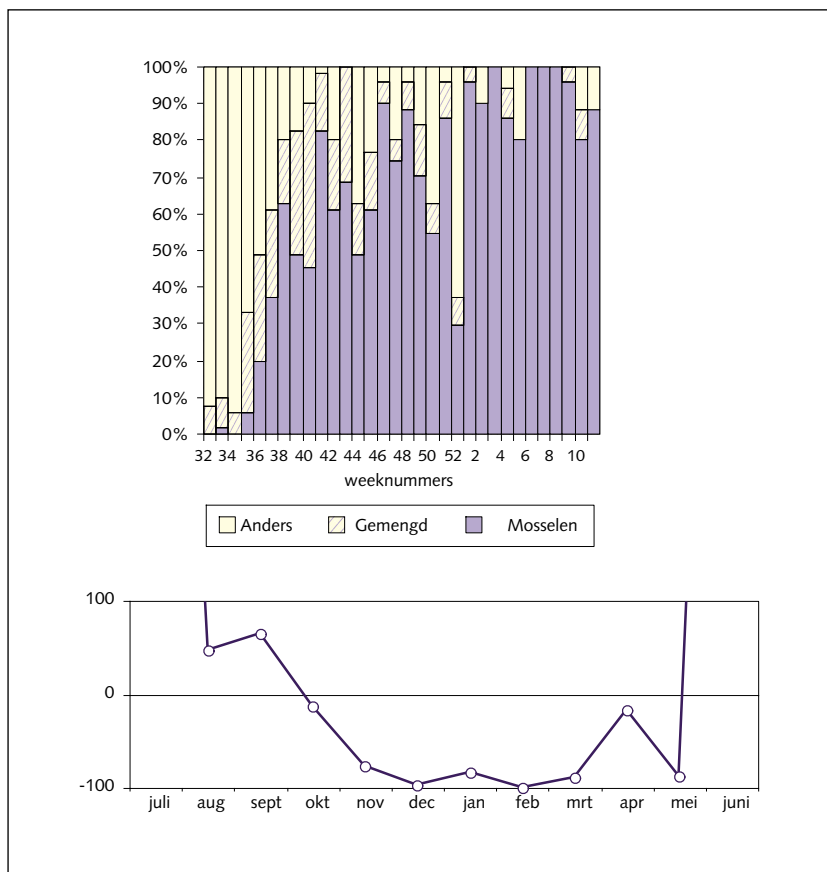


Omdat de Kuifeend in het Markermeer normaal gesproken verreweg de meest talrijke mosselpredator is wordt hier nader ingegaan op de verspreiding en trends in aantallen van deze soort en op zijn relatie met de mosselen.

De afname van het aantal Kuifeenden in het Markermeer is niet over het gehele seizoen even sterk geweest, maar was geconcentreerd in de maanden november t/m mei, terwijl in juni t/m september juist sprake was van toename. In oktober waren de aantallen min of meer constant. Dit verloop is waarschijnlijk verbonden aan een verandering in het dieet van de Kuifeenden: in de ruiperiode (augustus) worden, zoals blijkt uit maagonderzoek (de Leeuw & van Eerden 1995) nauwelijks mosselen gegeten. In september en oktober stijgt volgens dit onderzoek het percentage mosselen in de magen totdat het in de wintermaanden bijna 100% bedraagt. De afname van de aantallen is dus het sterkst in de periode waarin de meeste mosselen worden gegeten (figuur 4.3).

**Figuur 4.3 a)**

Aandeel van Driehoeksmosselen in het dieet van Kuifeenden in de loop van het seizoen (maaginhouden uit de Leeuw & van Eerden 1995), vergeleken met b) de mate van toe- en afname per maand, gedurende de periode 1988-2001 (gegevens M.R. van Eerden)

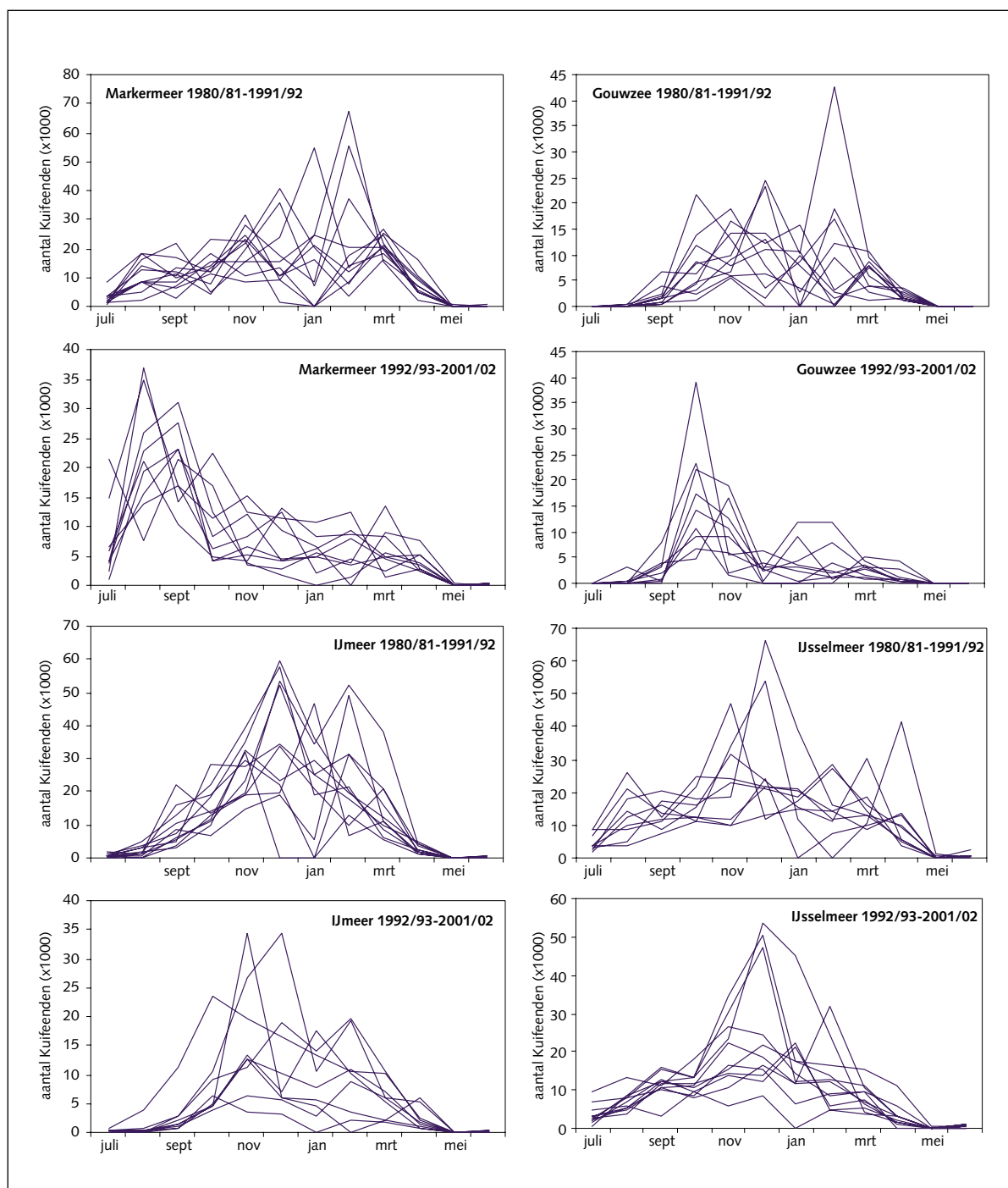


De concentratie van afname in de maanden vanaf november heeft geresulteerd in een drastische verandering in het seizoenspatroon, die zich heeft voorgedaan in de winter van 1992/93. Voordien waren de aantallen het hoogst omstreeks januari (afgezien van ijswinters). Vanaf 1992/93 zijn de aantallen in augustus vaak hoger, maar nemen ze in oktober al weer af en in de wintermaanden blijven ze laag. Een soortgelijke switch heeft zich voorgedaan in de Gouwzee (figuur 4.4).

Ruimtelijk gezien is de afname het sterkst in het IJmeer en het meest westelijke deel van het Markermeer, d.w.z. het gebied waar de dichtheden van de mosselen het hoogst zijn (figuur 4.5). Daarbij moet wel worden opgemerkt dat de Kuifeenden 's nachts foerageren en zich overdag op enige afstand van hun foerageergebied kunnen ophouden. Op grond van een analyse van vliegbewegingen (de Leeuw 1997) kan echter worden aangenomen dat de verdeling van de getelde vogels over het gebied goed correspondeert met de ligging van de foerageergebieden. In het IJmeer heeft de afname later plaats gevonden (m.n. rond 1996, dus nog wel vóór de start van de aanleg van IJburg) en is meer geleidelijk verlopen. Hier zijn de aantallen Kuifeenden bovendien nog steeds het hoogst omstreeks december, en is in dit patroon in de jaren negentig geen duidelijke verandering opgetreden (figuur 4.4). In het IJsselmeer zijn de aantallen in de jaren negentig geleidelijk licht gedaald, eveneens zonder verandering in het seizoenspatroon.

**Figuur 4.4**

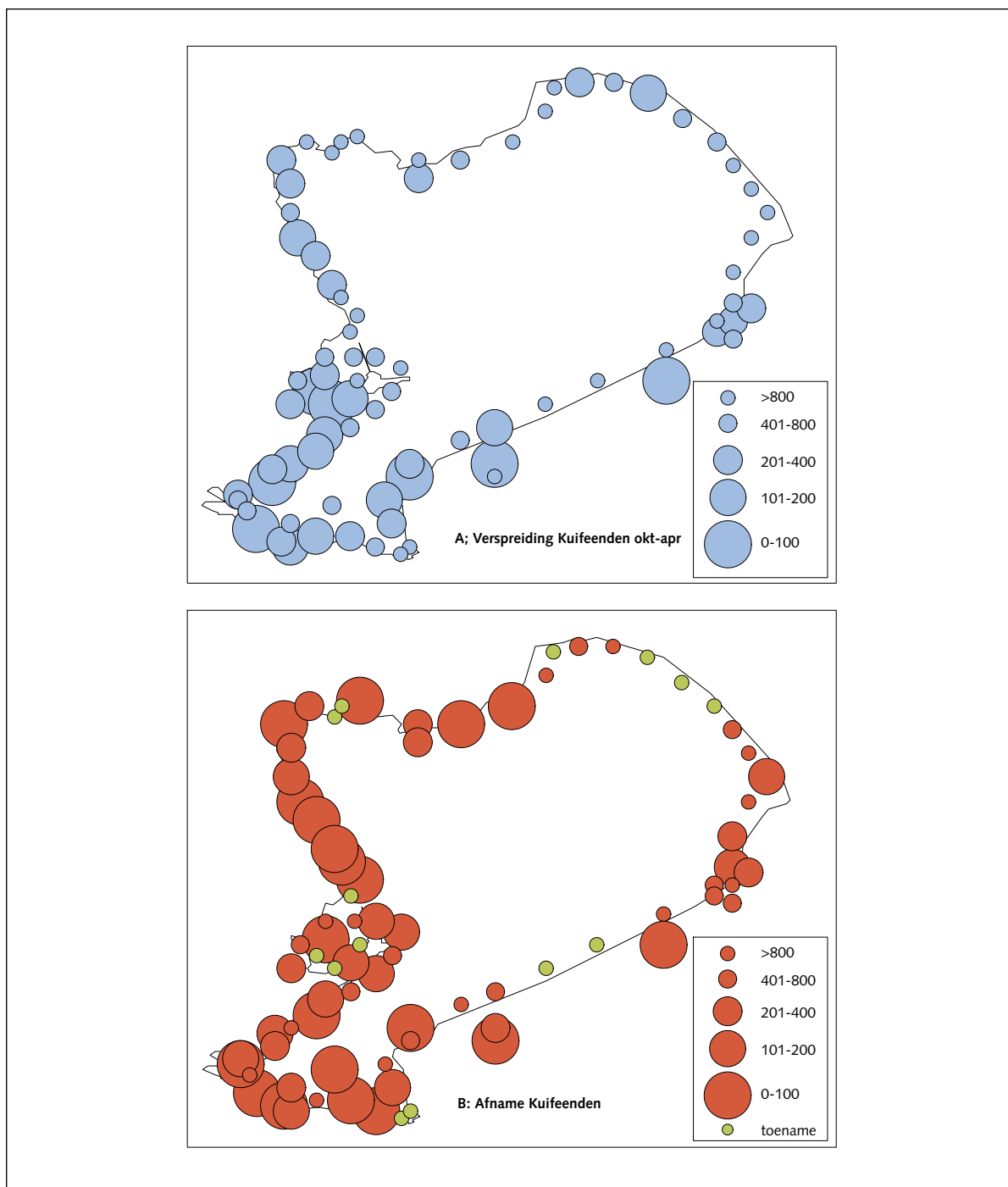
Seizoensverloop van de aantallen Kuifeenden in Markermeer, Gouwzee, IJmeer en IJsselmeer in de seizoenen 1980/81 t/m 1991/92 en de seizoenen 1992/93 t/m 2001/02. Elke lijn vertegenwoordigt een seizoen uit de aangegeven periode (gegevens M.R. van Eerden)





.....  
**Figuur 4.5 a)**

Gemiddelde verspreiding van Kuifeenden langs de oevers van het Markermeer, 1988-2001 en b) de mate van toe- en afname in deze periode in de maanden oktober-april (gegevens M.R. van Eerden)

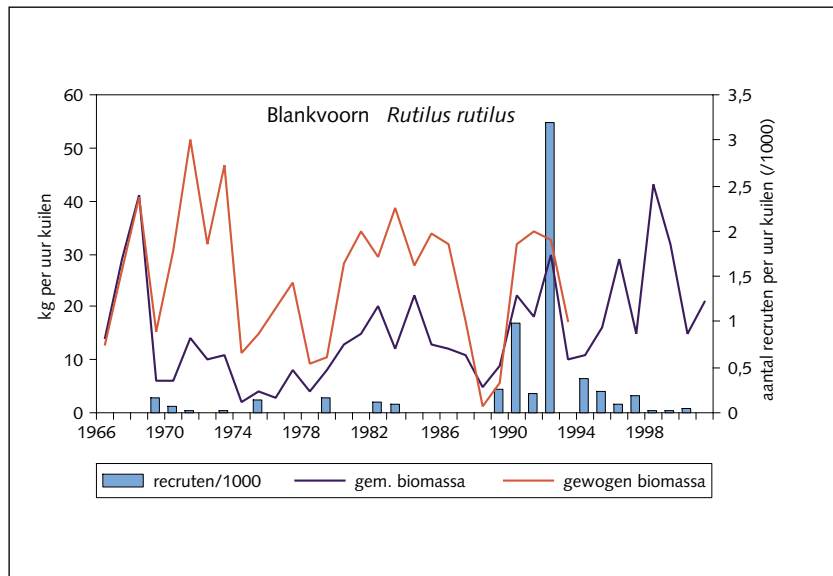


### Benthivore vis

Twee vissoorten komen in aanmerking als mosselpredator van enige betekenis: Blankvoorn (Dekker & Schaap 1996) en Aal. In het Markermeer zijn er slechts enkele jaren met een goede recrutering van **Blankvoorn**: 1990 en vooral 1992 (figuur 4.6). Sindsdien is er geen sterke jaarklasse meer geweest (althans t/m 1999). Waarschijnlijk als gevolg van groei van de jaarklasse van 1992 is in de jaren negentig de gemiddelde lengte van de Blankvoorn in het Markermeer toegenomen en was de laatste jaren (1996-99) ook de biomassa relatief hoog. In 1999 werd Blankvoorn op alle 14 Markermeerlocaties gevangen, maar op de drie oostelijke locaties (langs de oostelijke helft van de Oostvaardersdijk) waren de dichtheden lager dan elders (de Leeuw *et al.* 2000). In het IJsselmeer zijn de dichtheden van Blankvoorn ongeveer drie keer zo hoog en er zijn meer jaren met een goede recrutering, die meer verspreid over de monitoringsperiode (1966-99) liggen: 1969, 1975, 1983, 1989, 1994. Er is geen sprake van een recente toename in lengte of biomassa. In 1999 waren de dichtheden van Blankvoorn in het uiterste zuiden van het IJsselmeer het laagst; op de twee meest zuidelijke locaties ontbrak de soort zelfs.

**Figuur 4.6**

Verloop van de biomassa (linker as; blauwe lijn = gemeten, rode lijn = gecorrigeerd voor verandering van locaties, naar Buijse & Dekker 1996) en de recrutering (blauwe balken: in aantallen nuljarigen per uur kuilen) van Blankvoorn in het Markermeer (gegevens RIVO-DLO; o.a. De Leeuw *et al.* 2002)

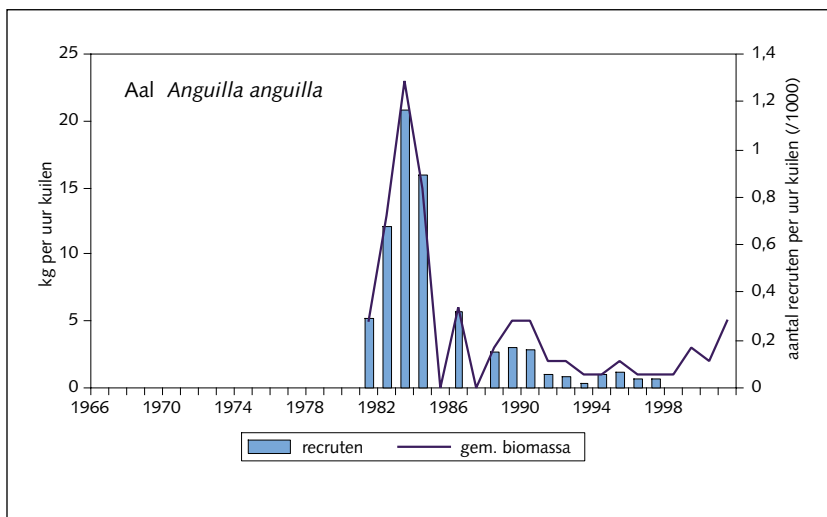


De hoeveelheid **Aal** was in de jaren negentig in beide meren consequent laag (figuur 4.7). De intrek van glasaal sinds de jaren zeventig sterk afgenomen en is in de jaren negentig zeer gering geweest. In 1999 werden in het Markermeer de hoogste dichtheden langs de Oostvaardersdijk aangetroffen, in het IJsselmeer waren ze het hoogst in het centrale geulensysteem en het laagst in het oosten en zuiden van het meer.

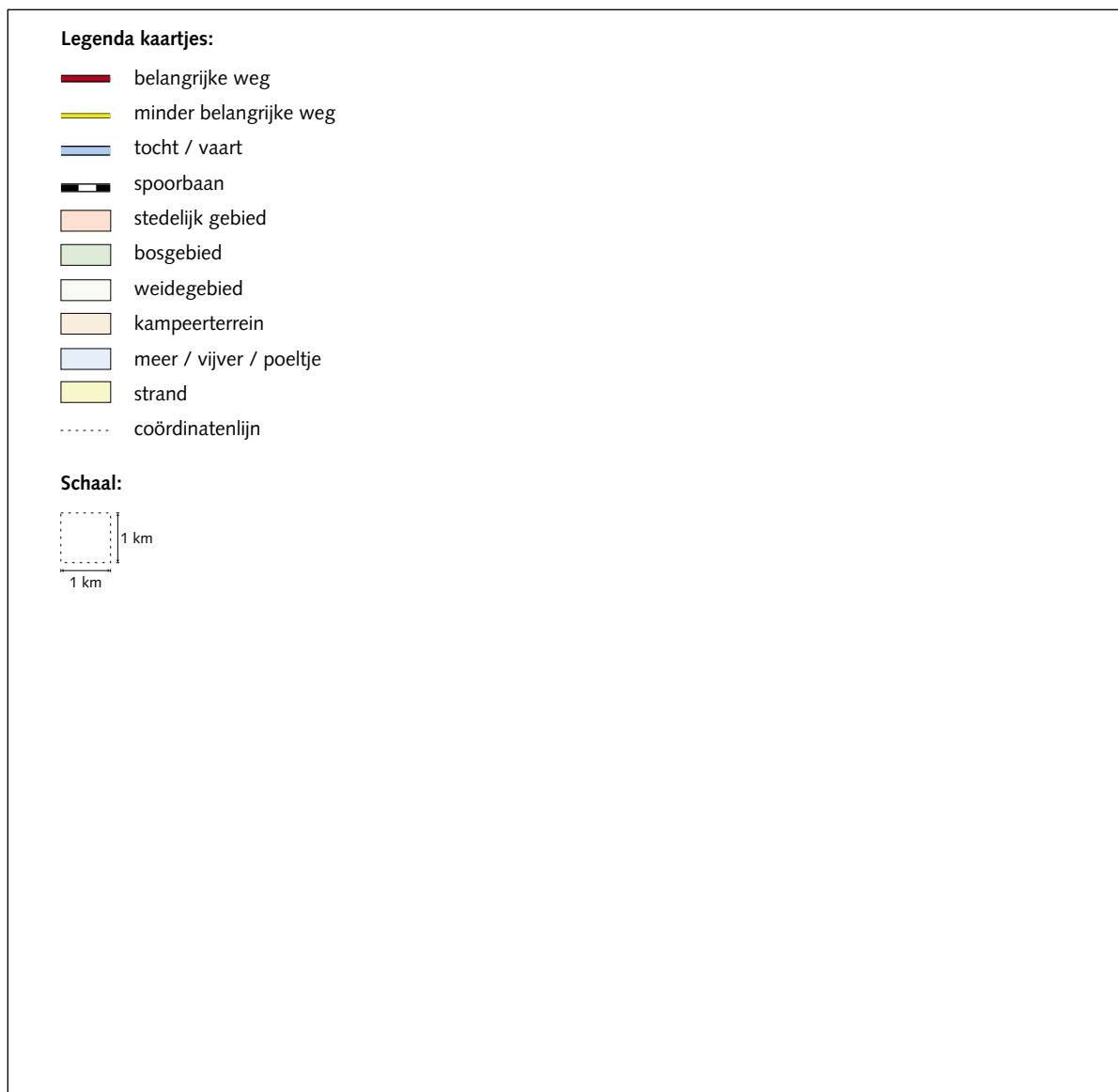
Behalve bij Blankvoorn was ook de recrutering van Pos, Baars en Spiering in 1992 uitzonderlijk sterk (figuur 4.8). In het IJsselmeer was de recrutering in 1992 minder uitzonderlijk, hier was in 1989-91 sprake van grote hoeveelheden spieringbroed, en in 1992 was de recrutering bij deze soort juist zeer beperkt. Wel was er in dat jaar veel jonge Baars.

Mogelijk is planktivore vis in het algemeen van invloed op de sterfte van de veligerlarven van de mosselen. Dit geldt echter gezien het geringe formaat van de mossellarven (tot 0.2 mm) alleen voor de allerkleinste vislarven (2-3mm), waarvan de biomassa ook in de beste jaren niet in verhouding staat tot de dichtheid van de mossellarven. De invloed is bij een voorjaarsbroedval van de mosselen dus hooguit additioneel en bovendien waarschijnlijk lokaal, bij een najaarsbroedval zelfs geheel afwezig.

**Figuur 4.7**  
 Verloop van de biomassa (blauwe lijn) en  
 rekrutering (blauwe balken, t/m 1997)  
 van Aal in het Markermeer (gegevens  
 RIVO-DLO; o.a. De Leeuw *et al.* 2002)



**Figuur 4.8**  
 Rekrutering van de zes meest talrijke vissoorten in het Markermeer en het IJsselmeer (gegevens RIVO-DLO; o.a. De Leeuw *et al.* 2002)



### Evertebraten: invasies van exoten

In de benthosgemeenschappen van het Markermeer en IJsselmeer heeft zich in de jaren negentig twee keer een belangrijke verandering voorgedaan in de vorm van kolonisatie van het gebied door een evertebraat: achtereenvolgens de Kaspische Slijkgarnaal *Corophium curvispinum* (vanaf 1992) en de Kaspische Vlokreeft *Dikerogammarus villosus* (vanaf 1997). Beide soorten bereiken hoge dichtheden en hebben elders grote effecten gehad op de dichtheid van andere macrofaunasoorten (o.a. Bij de Vaate 2003).

De **Kaspische Slijkgarnaal** *Corophium curvispinum*, afkomstig uit Zuid-oost-Europa (Donau), verscheen in 1987 in de Rijn. Het is een semi-sessiele filteraar die leeft in een buisje van slib dat wordt vastgezet op een harde ondergrond. Doordat ze in de Rijn enorme dichtheden bereikten leken ze aanvankelijk negatief effect te hebben op de populatie Driehoeksmosselen, doordat zich dikke slibpakketten op de stenen vormden.

In de IJssel had *Corophium* echter geen effect op de dichtheden van de mosselen; het herstel van de mosselpopulatie van de periode met verontreiniging zette door ondanks de opkomst van de slijkgarnalen (figuur 4.9). Bij de eerste MWTL biotoopbemonstering in het Markermeer en IJsselmeer in 1992 werden op slechts enkele bodemlocaties Kaspische Slijkgarnalen aangetroffen, grotendeels geconcentreerd in het westelijke deel van het Markermeer (inclusief Gouwzee en IJmeer). De dichtheden waren toen nog erg laag. Ongeveer tegelijk met het Markermeer, waarschijnlijk via het Amsterdam-Rijnkanaal werd gekoloniseerd, werd vanuit de IJssel het IJsselmeer bevolkt. In 1996 en 2000 werden op de meeste bodemlocaties in beide meren Kaspische Slijkgarnalen aangetroffen. De dichtheden zijn echter beperkt in vergelijking met die in de rivieren, in 1996 waren er slechts twee bodemlocaties met dichtheden van meer dan 150 per m<sup>2</sup>, in de meeste gevallen waren de dichtheden aanzienlijk lager (Noordhuis 2000).

.....  
**Foto 4.1**

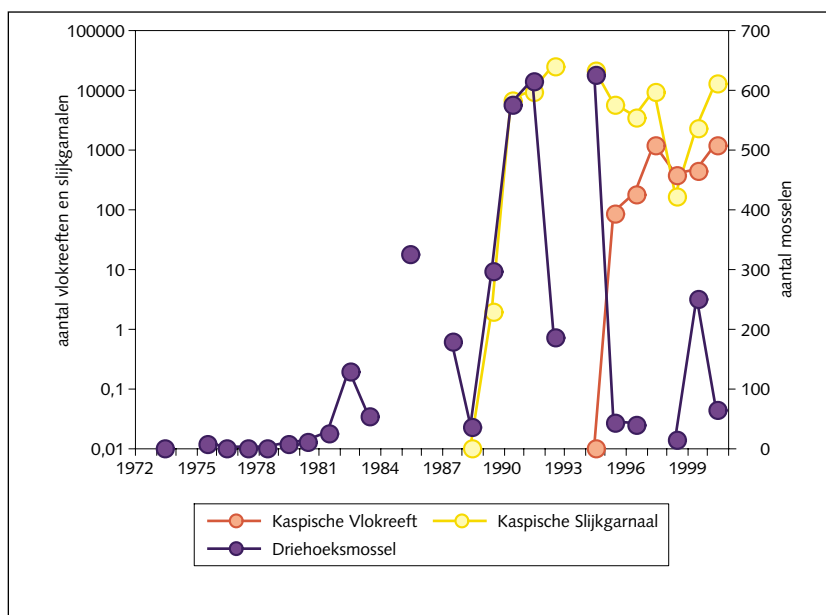
Kaspische Slijkgarnaal *Corophium curvispinum* Foto RIZA-IMLB

- belangrijke weg
- minder belangrijke weg
- tocht / vaart
- spoorbaan
- ] stedelijk gebied
- ] bosgebied
- ] weidegebied
- ] kampeerterein
- ] meer / vijver / poeltje
- ] strand
- coördinatenlijn

af:

1 km

**Figuur 4.9**  
 Dichtheidsverloop van Driehoeksmossel, Kaspische Slijkgarnaal en Kaspische Vlokreeft op stenen in de IJssel (aantal per vijf stenen)

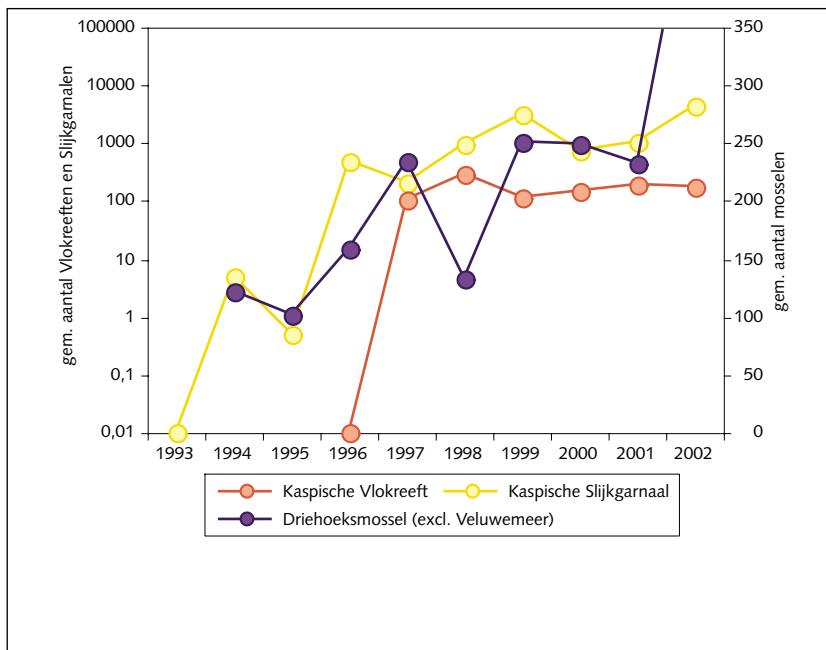


De **Kaspische Vlokreeft** *Dikerogammarus villosus*, eveneens uit de Donau afkomstig, verscheen in 1995 in de Rijn en heeft waarschijnlijk in 1997 het IJsselmeergebied gekoloniseerd. Deze vlokreeft gedraagt zich in Nederland als een agressieve predator die onder meer de Tjgervlokreeft *Gammarus tigrinus* verdringt, maar ook op de totale diversiteit van de macrofauna een negatief effect heeft. In de IJssel ging zijn komst in 1995 tevens gepaard met een drastische afname van de mosseldichtheden (figuur 4.9). Dit was echter niet het geval in de randmeren, waar de dichtheden van *Dikerogammarus* aanzienlijk lager bleven (figuur 4.10).

**Foto 4.2**  
 Kaspische Vlokreeft *Dikerogammarus villosus* Foto RIZA-IMLB



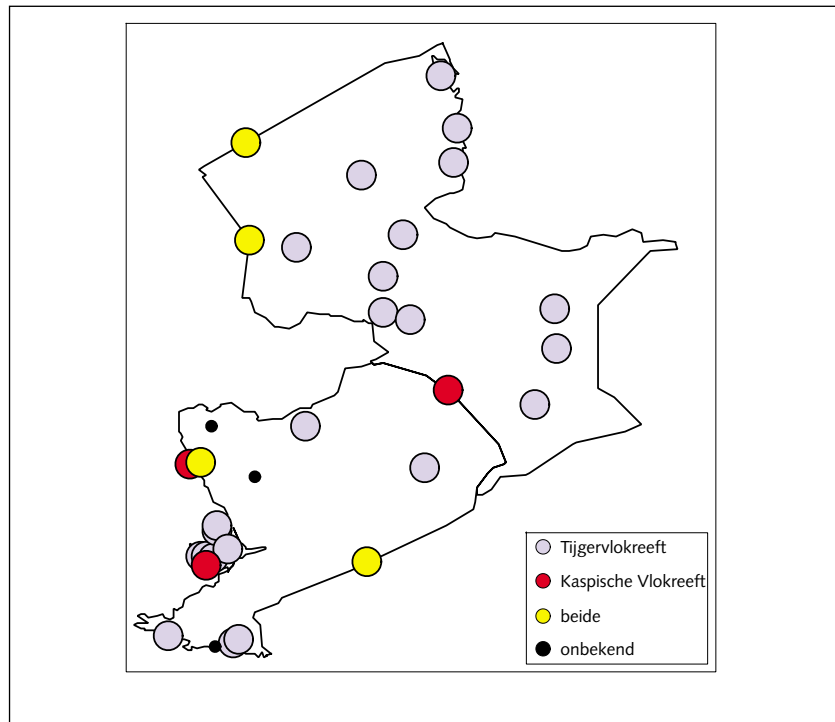
**Figuur 4.10**  
 Dichtheidsverloop van Driehoeksmos-  
 sel, Kaspische Slijkgarnaal en Kaspische  
 Vlokreeft op stenen in de randmeren  
 (gemiddelde van acht meren; Vosse-  
 meer t/m Gooimeer; gemiddeld aantal  
 per vijf stenen, Veluwemeer niet  
 meegenomen wegens afwijkende  
 hoeveelheid broed in enkele jaren)



Op stenen langs de oevers van het IJsselmeer en Markermeer lagen de dichtheden tussen die van de IJssel en de randmeren, zodat lokaal effect op de mosselpopulatie zou kunnen optreden. Dick en Platvoet (2000) constateerden op de oevers van 1998 op 1999 volledige vervanging van *Gammarus tigrinus* door *Dikerogammarus villosus* en suggereerden ook een ingrijpende invloed op de mosselpopulatie, omdat ze niet alleen jonge mosselen zouden eten, maar ook de bysustraden van oudere mosselen, zodat deze voortdurend zouden worden losgesneden van het substraat. Uit de resultaten van de MWTL biotoopbemonstering van 2000 blijkt echter dat op ruim de helft van de oeverlocaties beide vlokreeften voorkwamen, terwijl *Dikerogammarus* op de bodemlocaties nagenoeg ontbrak (figuur 4.11). Ook tussen de mosselen die in 2001 en 2002 voor lengte- en conditiebepalingen zijn verzameld (zie par. 3.2) is, zowel in het Markermeer als in het IJsselmeer, alleen *Gammarus tigrinus* aangetroffen.

**Figuur 4.11**

Voorkomen van Kaspische Vlokreeft *Dikerogammarus villosus* en Tijger-vlokreeft *Gammarus tigrinus* op de locaties van de MWTL biotoop-bemonstering van 2000



#### 4.2 Voedsel: algen en nutriënten

De concentratie chlorofyl in het water is de best beschikbare schatter voor de voedselsituatie voor de mosselen in het Markermeer. Daarnaast is echter ook het zwevend slib gehalte van belang, en mogelijk de soortensamenstelling van het fytoplankton. De filtratiesnelheid van Driehoeksmosselen daalt bij hogere zwevend stof gehalten (o.a. Reeders 1989), althans in een situatie waarin het zwevend stof vooral uit algen bestaat. De filtratie activiteit is dan dus maximaal bij lage voedselconcentraties, zij het dat de filtratie bij zeer lage algenconcentraties stilvalt. Als een groot deel van het zwevend stof uit slib bestaat, zoals in het Markermeer, dan zal de concentratie waarop filtratie niet meer lonend is hoger liggen, omdat dan extra energie nodig is voor het verwerken van niet verteerbaar materiaal.

De soortensamenstelling van het plankton is nog niet bestudeerd, informatie hierover is slechts in beperkte mate beschikbaar. Om een indruk te krijgen van de voedselsituatie in het Markermeer (en IJmeer) ten opzichte van het IJsselmeer en de randmeren is uitgegaan van de verhouding tussen chlorofyl en totaal zwevend stof in relatie tot de beschikbaarheid van nutriënten.

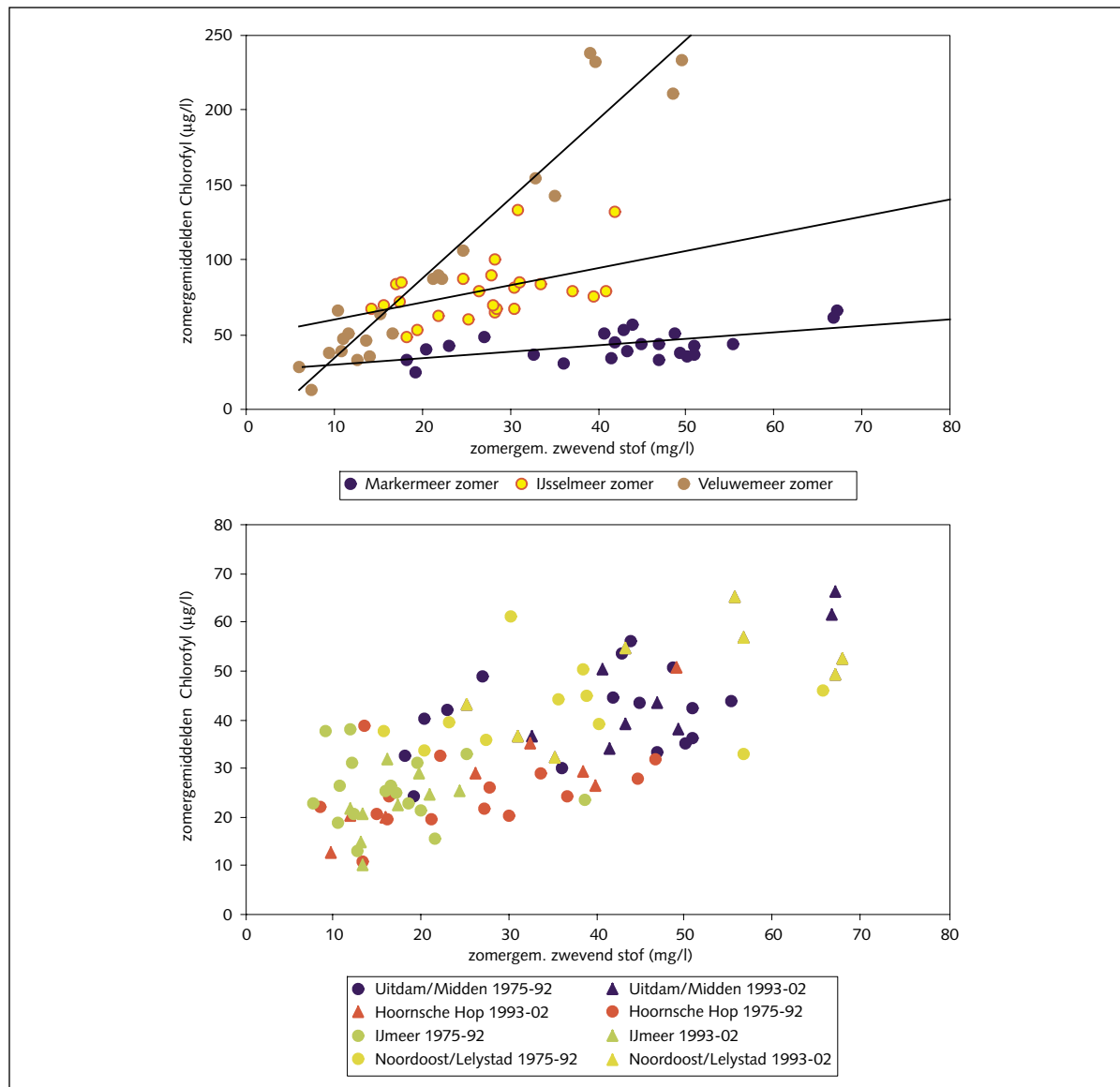
Net als de nutriëntgehalten zijn de chlorofylgehalten in het Markermeer lange tijd aanzienlijk lager geweest dan in het IJsselmeer en de Randmeren (figuur 4.12a). Recent zijn de gehalten in het Markermeer gestegen terwijl die in de Randmeren sterk zijn gedaald, waardoor de gehalten tegenwoordig vergelijkbaar zijn. In het Markermeer zijn de zwevend stof gehalten echter aanzienlijk hoger door het hoge aandeel van zwevend slib. Dit betekent dat het bemachtigen van een zelfde hoeveelheid algen voor de mosselen in het Markermeer meer energie kost dan in het IJsselmeer of de Randmeren. Dat geldt vooral voor het open water van het Markermeer; in de Hoornsche Hop en vooral in het IJmeer zijn de zwevend stof gehalten in het algemeen lager. In deze gebieden zijn echter ook de chlorofylgehalten aanzienlijk lager (figuur 4.12b).

Figuur 4.13 geeft weer welke veranderingen zich sinds de jaren zeventig in het Markermeer hebben voorgedaan met betrekking tot chlorofyl, zwevend stof, doorzicht en fosfor. Het bestuderen van ruimtelijke verschillen in de trend binnen het Markermeer wordt bemoeilijkt door de fragmentarische aard van de reeksen en het verleggen van meetpunten, maar in grote lijnen vertonen het westen en het oosten van het Markermeer ongeveer dezelfde trends als het midden, zij het dat uit de wintermaanden minder gegevens beschikbaar zijn.

Opvallend zijn met name de lage chlorofylgehalten in de winter in het begin van de jaren negentig en een sterke toename in zowel zomer als winter in de periode daarna, die gepaard gaat met relatief hoge zwevend stof gehalten en een opvallende en structurele afname van het doorzicht. Dit laatste aspect komt niet alleen naar voren in het midden en oosten van het meer, maar ook in de Hoornsche Hop, waar vooral de afname in het zomerdoorzicht zeer opvallend is. In het IJmeer zijn de veranderingen aanzienlijk minder abrupt geweest.

**Figuur 4.12**

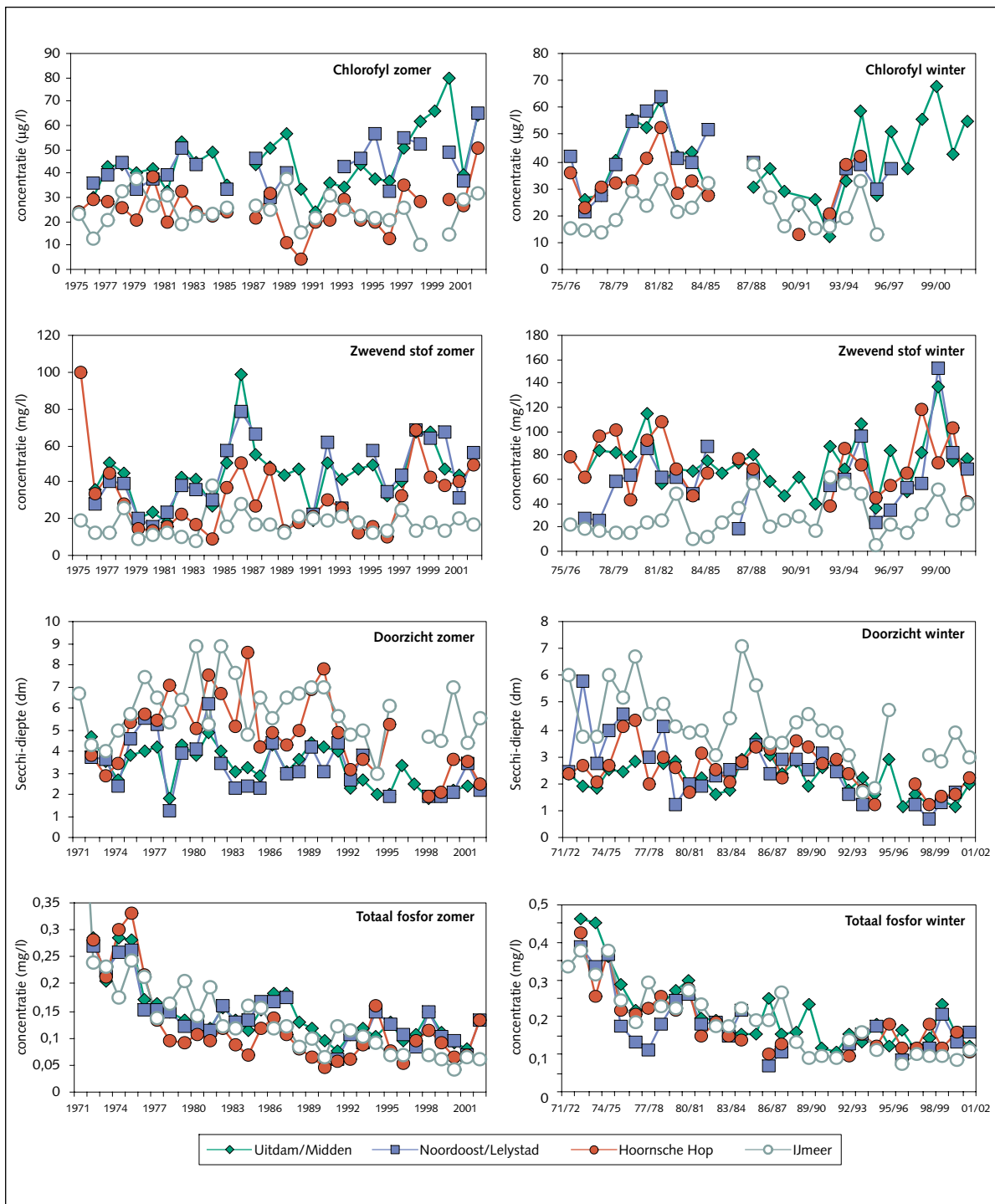
Verhouding tussen zwevend stof en chlorofyl in het zomerhalfjaar a) in IJsselmeer, Markermeer en Veluwemeer, b) in verschillende delen van het Markermeer voor en na de winter van 1992/93





**Figuur 4.13**

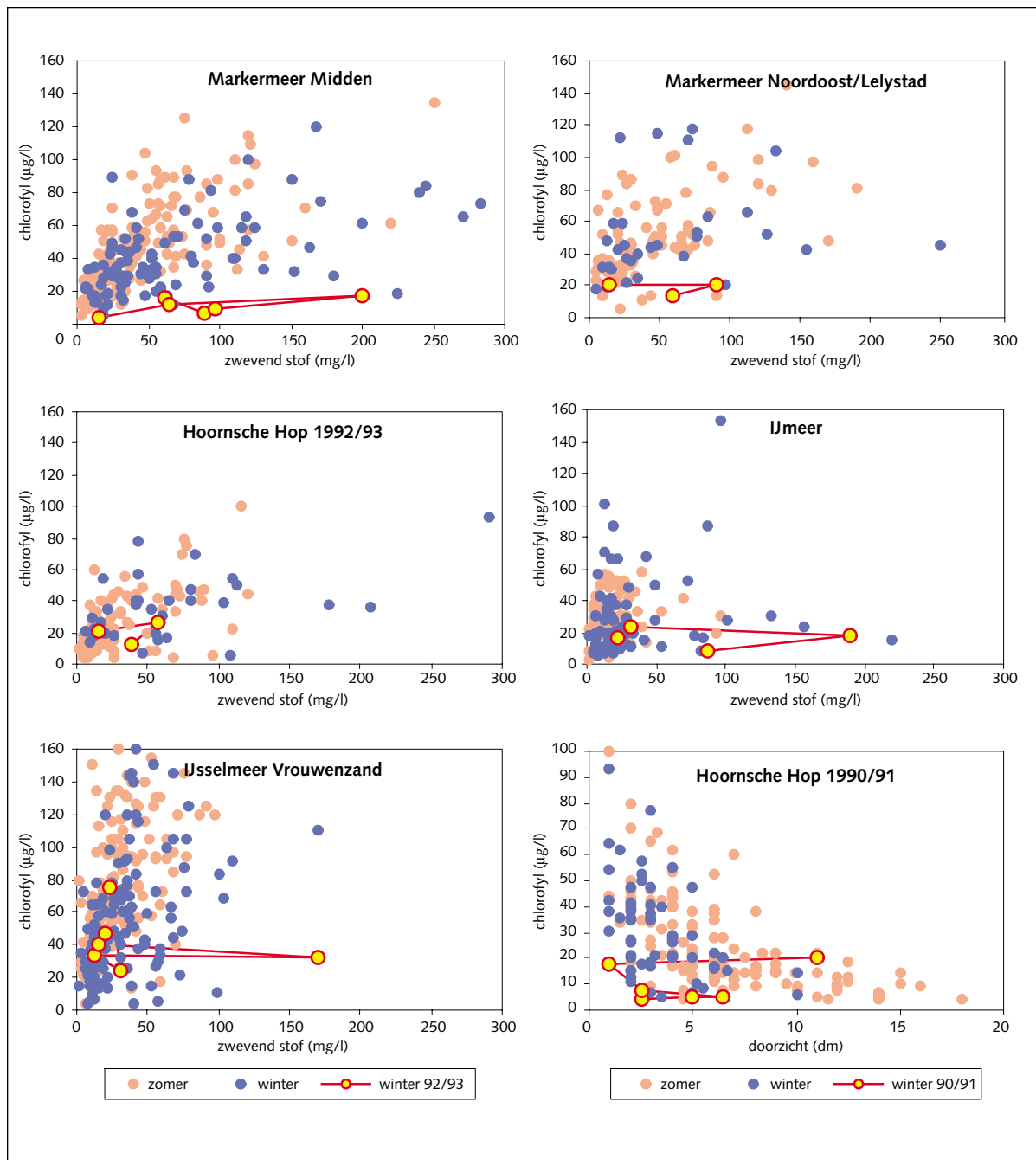
Verloop van de gemiddelden van chlorofyl, zwevend stof, doorzicht en totaal fosfor in zomer- en winterhalfjaar op vier locaties in het Markermeer. Behalve bij de Hoornsche Hop moest voor het weergeven van zo lang mogelijke reeksen gekozen worden voor combinatie van telkens twee dicht bij elkaar gelegen meetlocaties: Uitdam t/m 1981 en Markermeer Midden vanaf 1982; Markermeer Noordoost t/m 1989 en Markermeer Lelystadhaven vanaf 1993; IJmeer Pampus west t/m 1981 en Pampus oost vanaf 1982. De chlorofylwaarden van vóór 1986 zijn gecorrigeerd voor verschillen met de periode daarna in verband met een verandering in de analysemethode. De waarden zijn eerst per maand gemiddeld en vervolgens per halfjaarsperiode



Afgaande op de chlorofylgehalten in combinatie met zwevend slib moet op de locatie Markermeer Midden de voedselsituatie in de winter van 1992/93 voor de mosselen uitzonderlijk slecht zijn geweest (figuur 4.14). In iets mindere mate geldt dit ook voor de locatie Noordoost/Lelystad, zij het dat hier nauwelijks mosselen voorkomen. In de Hoornsche Hop was de situatie in die winter wat beter, maar hier was de situatie in de winter van 1990/91 op grond van de verhouding tussen chlorofyl en doorzicht (niet voldoende informatie over zwevend stof) zeer ongunstig (niet voldoende gegevens uit de winters 1988/89, 1989/90 en 1991/92, zie bijlage 3b).

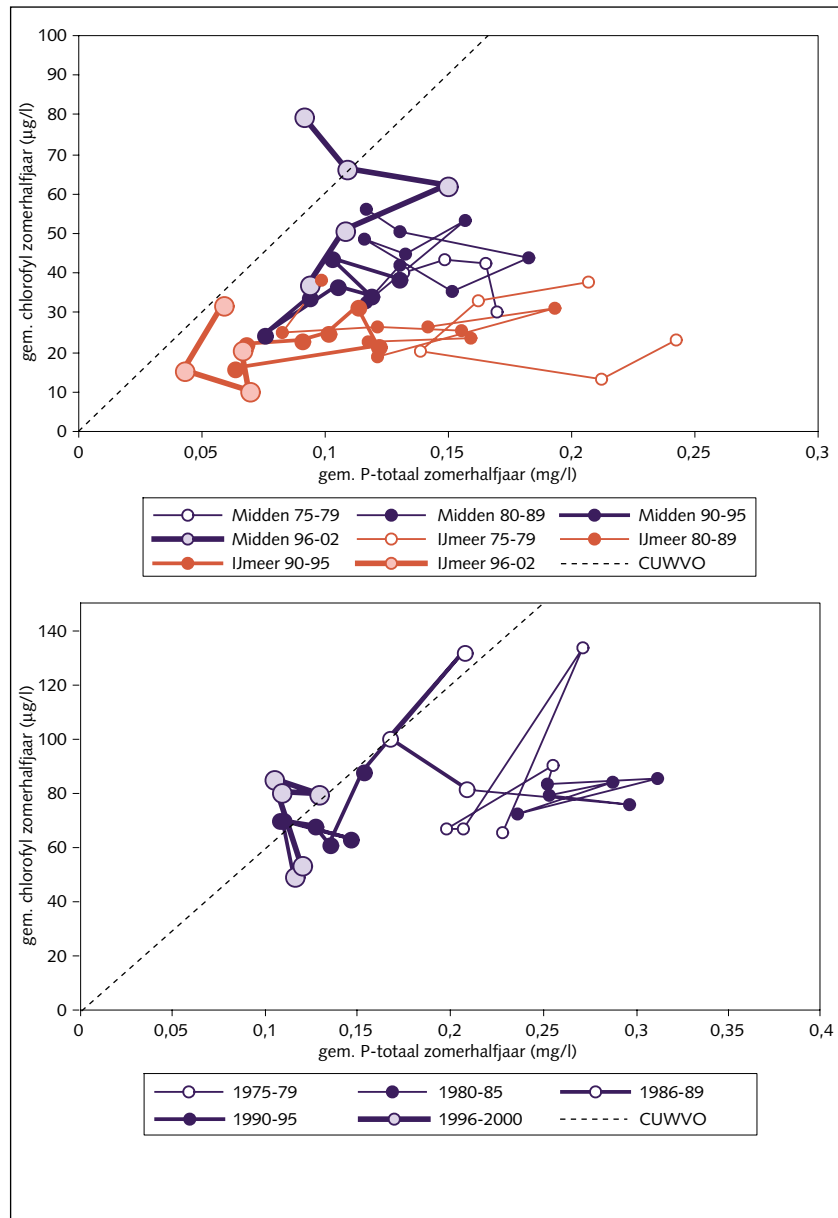
**Figuur 4.14**

Vergelijking van de verhouding tussen chlorofyl en zwevend stof in de winter van 1992/93 en die in andere jaren (afzonderlijke meetwaarden) op vier locaties in het Markermeer en op IJsselmeer Vrouwenzand, en de relatie tussen chlorofyl en doorzicht op de locatie Hoornsche Hop, winter 1990/91 versus de andere jaren



Bij de fosforgehalten is een minimum zichtbaar rond 1990, maar de beperkte toename daarna lijkt op de langere termijn weinig significant en het verdere verloop houdt geen gelijke tred met de toenemende chlorofylgehalten. Toch zijn de nutriëntgehalten ook na de jaren zeventig nog enigszins afgenomen, waardoor de verhouding tussen totaal fosfor en chlorofyl is verschoven in de richting van de "CUWVO-lijn" die de maximale verhouding tussen beide parameters benadert (figuur 4.15a). Veel duidelijker dan in het midden van het meer is dat in het IJmeer, waar (bij relatief lage chlorofylgehalten, mogelijk in verband met de hoge mosseldichtheden) de fosforgehalten in de loop der jaren geleidelijker, maar gestaag zijn gedaald, totdat ze eind jaren negentig aanzienlijk lager waren dan op de andere meetlocaties. Op grond van de in figuur 4.15 weergegeven verhouding mag het optreden van fosfaatlimitatie van de algengroei in het gehele gebied worden verwacht. Dit is ook het geval in het IJsselmeer, waar na een sterke daling van de fosforgehalten sinds het midden van de jaren tachtig de gehalten tegenwoordig net zo laag zijn als in het Markermeer. De chlorofylgehalten zijn in het IJsselmeer echter nog steeds hoger (figuur 4.15b).

**Figuur 4.15**  
Verhouding tussen totaal fosfor en chlorofyl (zomerhalfjaargemiddelden) in relatie tot de in theorie maximaal mogelijke verhouding tussen deze twee parameters (CUWVO), a) Markermeer Uitdam/Midden en IJmeer Pampus West/Oost, b) IJsselmeer Vrouwezand (let op andere schaal)



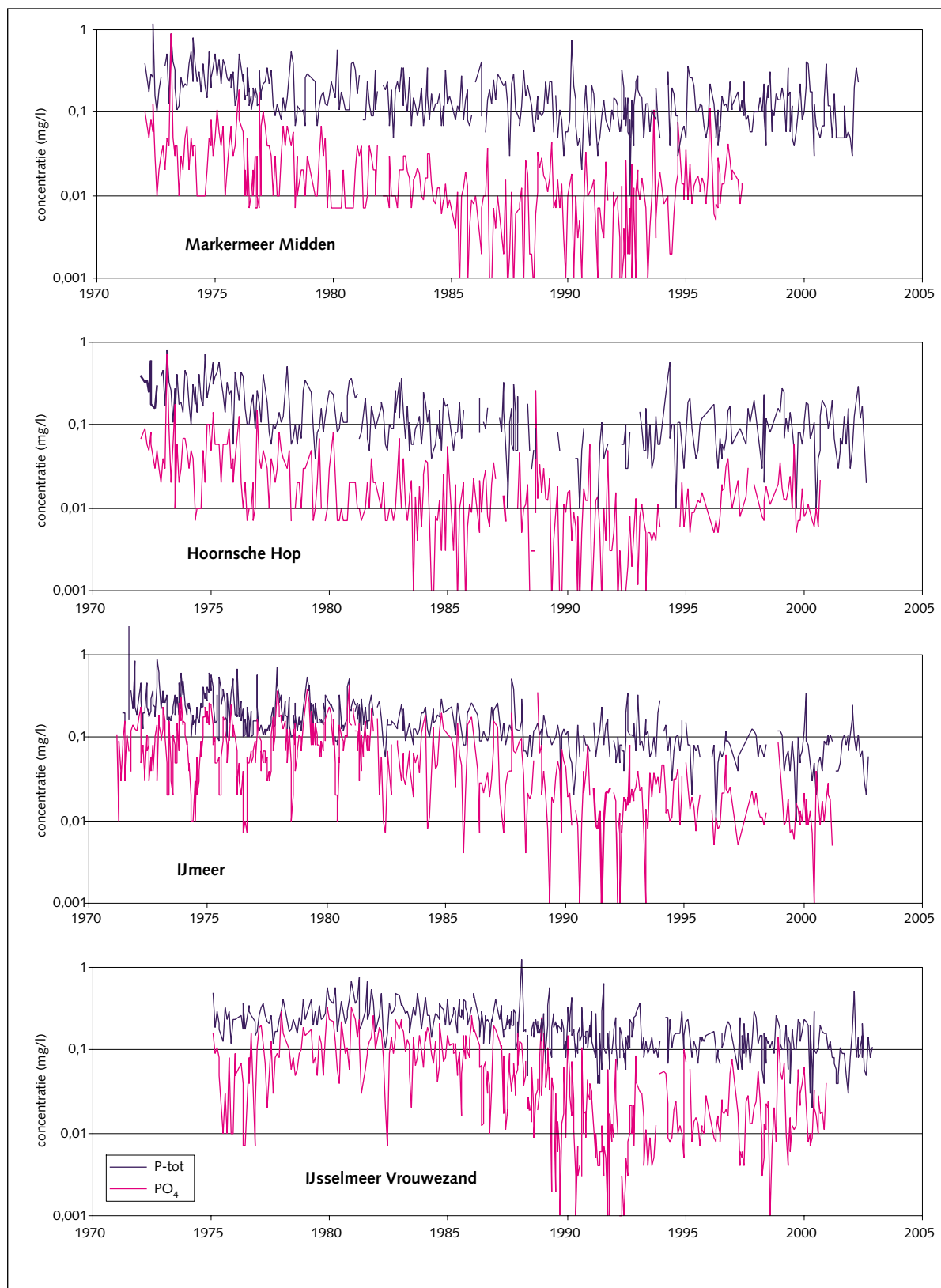
---

In het verloop van de voor algen beschikbare fracties van fosfor (figuur 4.16) valt een reeks van zeer lage orthofosfaatgehalten de tweede helft van de jaren tachtig en vooral het begin van de jaren negentig op, samen met relatief lage totaalgehalten. Omdat de gehalten van opgelost stikstof niet duidelijk zijn veranderd (Noordhuis 2000) gaat dit gepaard met zeer hoge waarden van de verhouding tussen opgelost stikstof en orthofosfaat. Na een periode met hogere fosforgehalten lijken rond 2001 opnieuw lage concentraties te zijn opgetreden, maar deze getallen zijn door een tijdelijke verandering in de fosfobepalingen niet betrouwbaar, en in 2002 waren de gehalten weer hoger. De situatie in 1985-95 is echter een aanwijzing dat de algengroei in die periode geregeld nutriëntgelimiteerd is geweest. Dit beeld is ook zichtbaar in het orthofosfaatverloop in het Hoornsche Hop en het IJmeer. In de Hoornsche Hop zijn de gehalten van zowel orthofosfaat als totaal fosfor in het algemeen lager geweest, en de periode van nutriëntlimitatie lijkt eerder te zijn begonnen dan in het midden van het meer. In het IJmeer lijkt de beperking wat later te zijn opgetreden, terwijl de gemiddelde waarden van zowel orthofosfaat als totaal fosfor hier zijn blijven dalen, zodat de gehalten hier tegenwoordig duidelijk lager zijn dan in de rest van het meer. In het IJsselmeer is de afname van de hoeveelheid fosfor pas in de jaren tachtig begonnen, maar ook hier was in het begin van de jaren negentig sprake van zeer lage orthofosfaatgehalten. Zeer lage orthofosfaatgehalten werden in 1985-95 door het hele seizoen gemeten, behalve in december en januari. Ook de lage chlorofylwaarden in de winter van 1992/93 gingen echter niet samen met extreem lage orthofosfaatgehalten en ook de relatie tussen chlorofyl en totaal fosfaat (figuur 4.17a) wijst op een andere groeibeperkende factor voor de algen. Gezien de zeer lage doorzichtwaarden uit de winter van 1992/93 (figuur 4.17b) zou lichtbeperking kunnen zijn opgetreden, hoewel in de regel veel hogere chlorofylgehalten zijn gemeten bij dergelijke doorzichtwaarden. De grote onnauwkeurigheid van doorzichtmetingen kan hierbij een rol spelen. De verhouding tussen doorzicht en chlorofyl in de Hoornsche Hop in de winter van 1990/91 geeft ongeveer hetzelfde beeld (figuur 4.14).

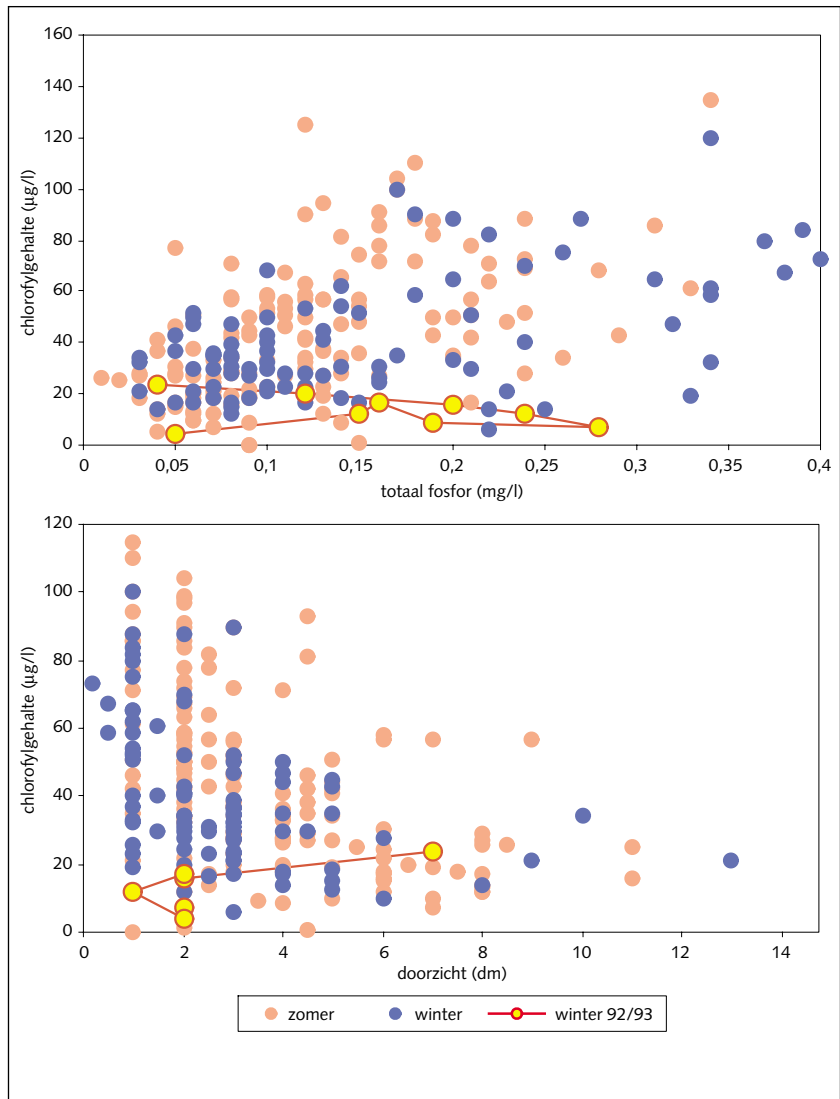
**Figuur 4.16**

Verloop van de gehalten van totaal fosfor en orthofosfaat op drie locaties in het Markermeer en op de locatie IJsselmeer Vrouwezand. NB 1: De detectielimiet van orthofosfaat is in 1982 verlaagd van 0.01 naar 0.001 mg/l. Nulwaarden zijn omgezet in 70% van de op dat moment geldende detectielimiet.

NB 2: De waarden uit 2001 zijn als gevolg van een tijdelijke wijziging in analysemethode niet goed vergelijkbaar met de rest.



**Figuur 4.17**  
 Relatie tussen a) totaal fosfor en chlorofyl en b) doorzicht en chlorofyl op locatie Markermeer Midden; vergelijking tussen de winter van 1992/93 en de overige perioden



### 4.3 Ziektes en parasieten

Over het voorkomen van ziektes en parasieten is geen informatie bekend. De waarneming bij AquaSense dat mosselen uit het Markermeer binnen enkele dagen opknappen in een aquarium suggereert dat de slechte conditie niet door een ziekte of parasiet wordt veroorzaakt.

### 4.4 Conclusies overige biologische parameters:

Het is mogelijk dat een (tijdelijk) verhoogde predatiedruk door vogels en vis heeft bijgedragen aan de afname van de mosseldichtheden in het Markermeer. Een toename van de aantallen Kuifeenden in de maanden juli-oktober speelt waarschijnlijk geen grote rol omdat de vogels in deze tijd van het jaar nauwelijks mosselen eten. Wel kunnen sterk verhoogde aantallen Toppereenden in de winter van 1992/93 en in mindere mate 1993/94 van belang zijn geweest.

De aantallen benthivore watervogels zijn sterk afgenomen in nauwe correlatie met de afname van de mosselen. Een afname in deze mate heeft in het IJsselmeer niet plaatsgevonden. Afgezien van de tijdelijke influx van

---

Toppereenden lijken deze trends veel eerder het gevolg van veranderingen in het verloop van het voedselaanbod te zijn dan een oorzaak daarvan. Het aantals- en seizoenspatroon van Kuifeenden in het Markermeer suggereert een drastische verslechtering van de voedselbeschikbaarheid sinds de winter van 1992/93. In het IJmeer verliep de afname van de Kuifeenden langzamer en geleidelijker, zonder duidelijke verandering in het seizoenspatroon. Eventuele effecten van de aanleg van IJburg op de aantallen Kuifeenden lijken daarbij ondergeschikt aan deze grootschaliger processen.

Onder de benthivore vis is de biomassa en de gemiddelde lengte van Blankvoorn in de jaren negentig toegenomen door een sterke recrutering in 1992. De dichtheden zijn in het Markermeer echter een factor drie lager dan in het IJsselmeer. De toename van benthivore Blankvoorn in het Markermeer heeft zich bovendien later afgespeeld dan de afname van de mosselen. De biomassa van Aal was in de jaren negentig erg laag. De sterke recrutering van Blankvoorn, Baars, Pos en Spiering in 1992 heeft mogelijk tijdelijke en lokaal enig effect gehad op de overleving van veligerlarven van mosselen.

De twee kreeftachtigen *Corophium curvispinum* en *Dikerogammarus villosus* die het gebied in de jaren 90 hebben gekoloniseerd bereiken te lage dichtheden om van invloed te zijn geweest op de mosselpopulatie. De laatste kwam bovendien in 2000-2002 nog niet op de mosselbanken voor.

De voedselsituatie voor mosselen is in het Markermeer aanzienlijk slechter dan in de rest van het IJsselmeergebied door een combinatie van lage algenconcentraties en hoge zwevend slib gehalten. In de eerste helft van de jaren negentig trad waarschijnlijk geregeld fosforlimitatie van de algengroei op. In de winter van 1992/93 waren de chlorofylgehalten (met name in verhouding tot totaal zwevend stof) op locatie Markermeer Midden extreem laag. Doordat deze situatie de gehele winter aanhield in combinatie met hoge zwevend stof gehalten, was de voedselsituatie voor de mosselen in deze periode extreem slecht. In de Hoornsche Hop was dat zelfde in de winter van 1990/91 het geval.

Een rol voor ziekten of parasieten in de slechte conditie van de mosselen lijkt minder waarschijnlijk.

---



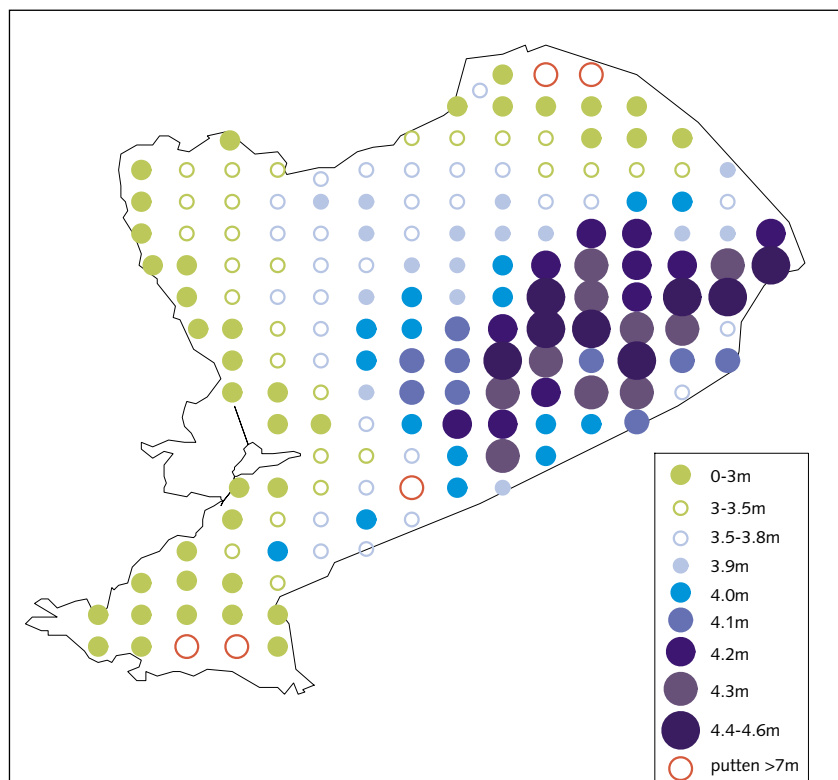
## 5 Fysisch-chemische parameters

De fysisch-chemische parameters die van invloed kunnen zijn op het voorkomen van Driehoeksmosselen zijn enerzijds vooral de samenstelling van de bodem en de veranderingen daarin, anderzijds de resuspensie van bodemmateriaal in relatie tot weersomstandigheden.

### 5.1 Morfologie en sediment Markermeer

Sinds 1976 is na aanleg van de Houtribdijk tussen Lelystad en Enkhuizen het Markermeer ontstaan. Langs de westkust van het Markermeer is de gemiddelde waterdiepte 1 tot 2 meter. De diepte neemt naar het oosten toe tot 5 meter. De diepste delen van het meer (tot 5 meter) worden langs de kust van Flevoland gevonden, en voor een deel langs de Houtribdijk (figuur 5.1). Langs de Noord Hollandse kust, in het zuidelijk deel vanaf Marken en langs de kust met Flevoland bestaat het bodemsediment uit klei (varierend van 17 tot boven de 35% lutum). Zand en lichte zavel worden voor een deel langs de Houtribdijk (Enkhuizerzand) en deels ook in het zuidelijk puntje van het IJmeer gevonden.

**Figuur 5.1**  
Waterhoogte zoals gemeten tijdens de mosselkartering van 2000



Door de afsluiting heeft het Markermeer geen externe sedimentbronnen meer. Onder invloed van de variatie in windsnelheid is er sprake van een voortdurende afwisseling tussen resuspensie van de al aanwezige sliblagen en sedimentatie van het geresuspendeerde slib. Vooral in de ondiepere delen van het meer (< 2 meter) komt frequent erosie voor, waarbij het geërodeerde

materiaal in de diepere delen wordt afgezet (Lenselink & Menke, 1995). In tegenstelling tot het IJsselmeer, waar grote diepteverschillen voorkomen en waar de bodem voornamelijk zandig is, bevat de waterbodem van het Markermeer voornamelijk slib en zijn de diepteverschillen relatief klein. Tijdens ruwere windcondities kan ook vanuit het diepere deel erosie van het slappe slib optreden. Het proces van erosie en sedimentatie zal in het Markermeer niet snel tot nivellering van de waterbodem leiden.

De sedimentkarakterisering die behoren bij de mosselkartering van 2000 (Brongers 2001) geven een beeld van de verspreiding van de belangrijkste sedimenttypen en het voorkomen van zuiderzeeschelpen daarin (figuur 5.2a). In het IJsselmeer is zand het meest voorkomende sedimenttype, terwijl slib vooral in het centrale geulensysteem te vinden is (figuur 5.2b).

### Relatie mosselen met sediment

Het voorkomen van mosselen in het Markermeer was zowel in 1993 als in 2000 sterk positief gecorreleerd aan de aanwezigheid van zuiderzeeschelpen in de toplaag van het sediment (figuur 5.3) en in mindere mate ook met het percentage klei (tabel 5.1). De correlatie met het percentage slib was sterk negatief. In het oosten van het Markermeer zijn zuiderzeeschelpen niet in de toplaag van het sediment aanwezig en zijn de slibpercentages het hoogst. Hier ontbreken de Driehoeksmosselen nagenoeg. Op de locaties waar zuiderzeeschelpen het aspect bepalen (in het zuidwesten van het Markermeer) was de afname van de Driehoeksmosselen het geringst (30%). Op klei met zuiderzeeschelpen in dit deel van het meer (d.w.z. zonder het IJmeer) was de afname 49%, maar de afname was minder sterk wanneer de percentages klei en zuiderzeeschelpen groter waren (tabel 5.1). Op zand of slib met zuiderzeeschelpen was de afname boven gemiddeld met resp. 78 en 80%. De afname was bovendien sterker naarmate de percentages slib of zand groter waren (doch bij zand niet significant; tabel 5.1). Op de locaties met meer dan 50% slib was het biovolume in 2000 meer dan 50% lager (figuur 5.4a). Daarnaast was de afname sterker op diepere locaties, maar deze correlatie was niet significant.

**Tabel 5.1**

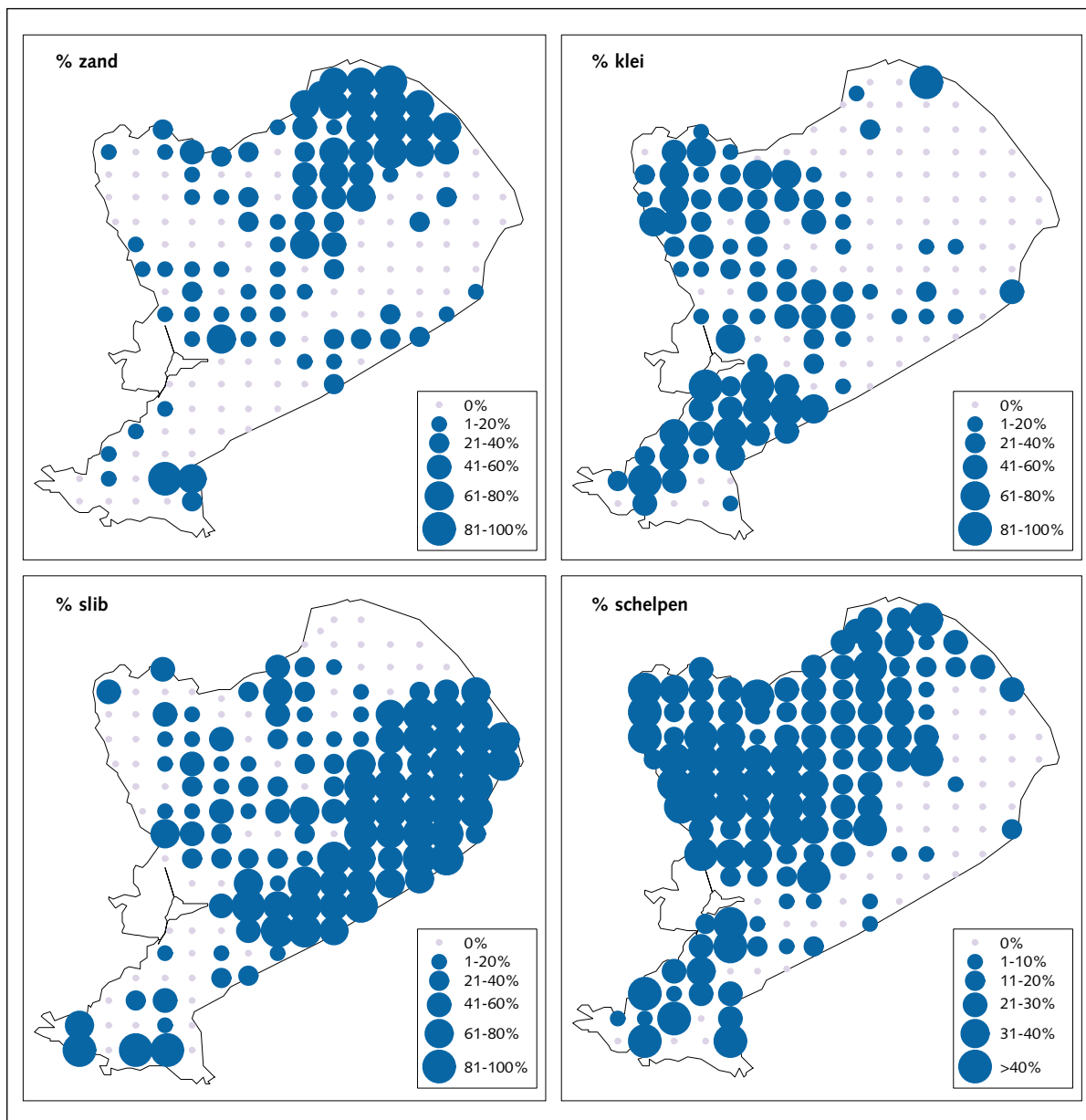
Pearson Correlatie tussen bodemtypen, diepte en biovolume van mosselen. Significante relaties aangegeven in rood (P<0.01) en groen (P<0.05). Percentage toename berekend over locaties met biovolume van ten minste 10 ml in 1992/93

Markermeer							
	% klei	% slib	% zand	diepte	vol 93	vol 00	% toen
% schelpen	0,136	-0,634	-0,022	-0,293	0,394	0,454	0,256
% klei		-0,506	-0,387	-0,194	0,279	0,279	0,147
% slib			-0,414	0,432	-0,366	-0,450	-0,279
% zand				-0,179	-0,070	-0,002	-0,089
diepte					-0,169	-0,279	-0,193
volume 93						0,467	-0,195
volume 00							0,471

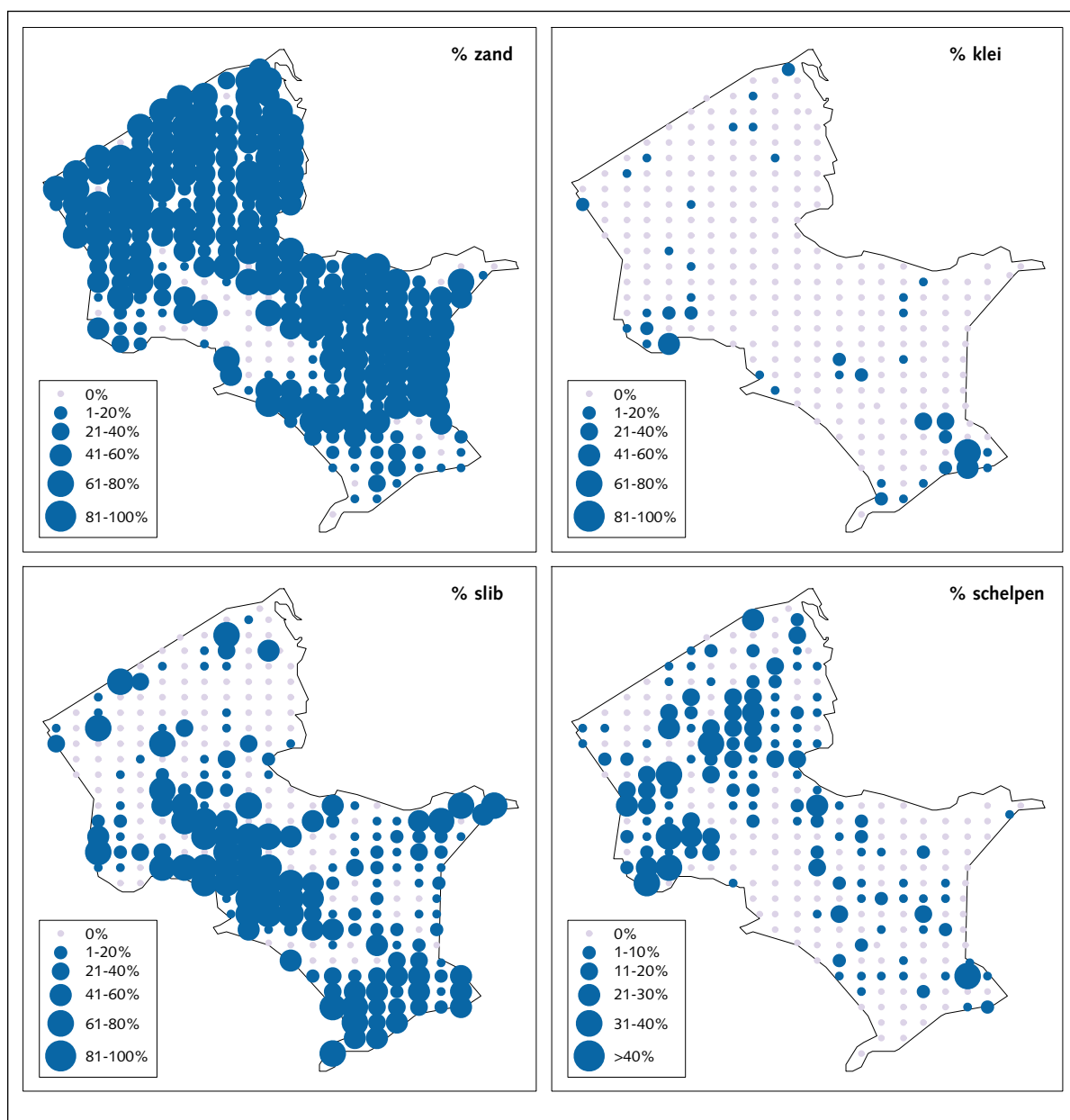
IJsselmeer							
	% klei	% slib	% zand	diepte	vol 92	vol 99	% toen
% schelpen	-0,081	-0,320	-0,003	0,001	0,295	0,123	-0,098
% klei		0,038	-0,309	0,051	0,005	0,020	0,078
% slib			-0,896	0,512	-0,124	0,022	0,234
% zand				-0,528	0,021	-0,067	-0,191
diepte					0,078	0,050	0,017
volume 92						0,634	-0,058
volume 99							0,557

.....  
**Figuur 5.2a**  
Sedimenteigenschappen van de locaties van de mosselkartering in het Markermeer in 2000 (berwerkt naar Brongers 2001)



.....  
**Figuur 5.2b**

Sedimenteigenschappen van de locaties van de mosselkartering in het IJsselmeer in 1999 (bewerkt naar Brongers 1999)

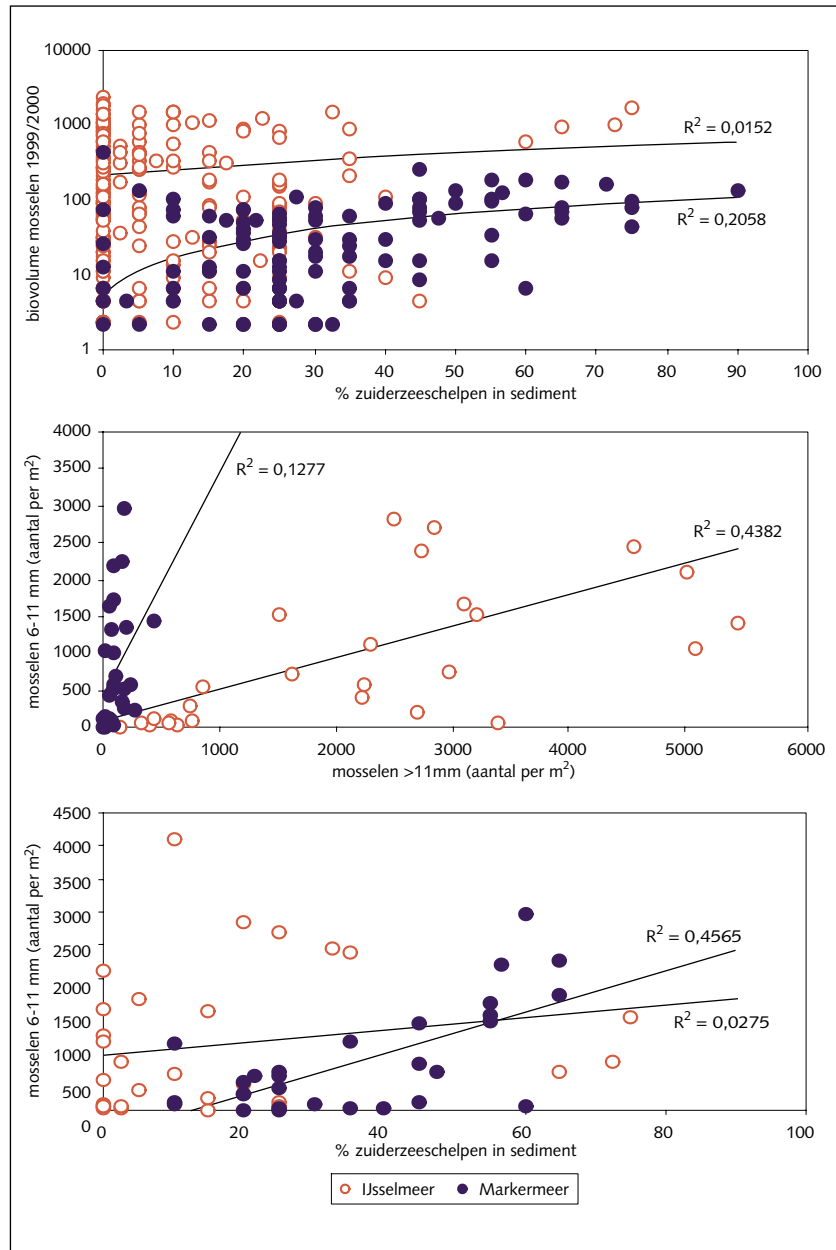


In het IJsselmeer is de dichtheid van zuiderzeeschelpen, vooral in het zuiden, aanzienlijk lager dan in het westelijke deel van het Markermeer (figuur 5.2b). De correlatie tussen biovolume en zuiderzeeschelpen was er minder sterk, en vele locaties zonder zuiderzeeschelpen hadden toch hoge biovolumes van mosselen (figuur 5.3a). Dat de mosseldichtheden bij de lagere dichtheden van zuiderzeeschelpen in het IJsselmeer veel hoger waren dan in het Markermeer, duidt op een groter belang van ander substraat, met name de schelpen van grotere Driehoeksmosselen. In het IJsselmeer bestond een duidelijk verband tussen het aantal overjarige mosselen en het aantal jonge mosselen (figuur 5.3b). In het Markermeer zijn overjarige mosselen nagenoeg afwezig, zodat de jonge mosselen voor substraat zijn aangewezen op de zuiderzeeschelpen (figuur 5.3c). In het IJsselmeer was alleen in 1992 sprake van een negatieve correlatie tussen het biovolume van de mosselen en het percentage slib in de bodem.

De correlatie tussen de mate van toename van het biovolume van de mosselen tussen 1992 en 1999 en het percentage slib in het sediment was zelfs significant positief (tabel 5.1; figuur 5.4b). Het slib in het IJsselmeer is echter zandiger (figuur 5.4c) en ligt op grotere diepte (4-6m tegenover 3-4 meter in het Markermeer), waardoor het minder gevoelig is voor resuspensie door de wind.

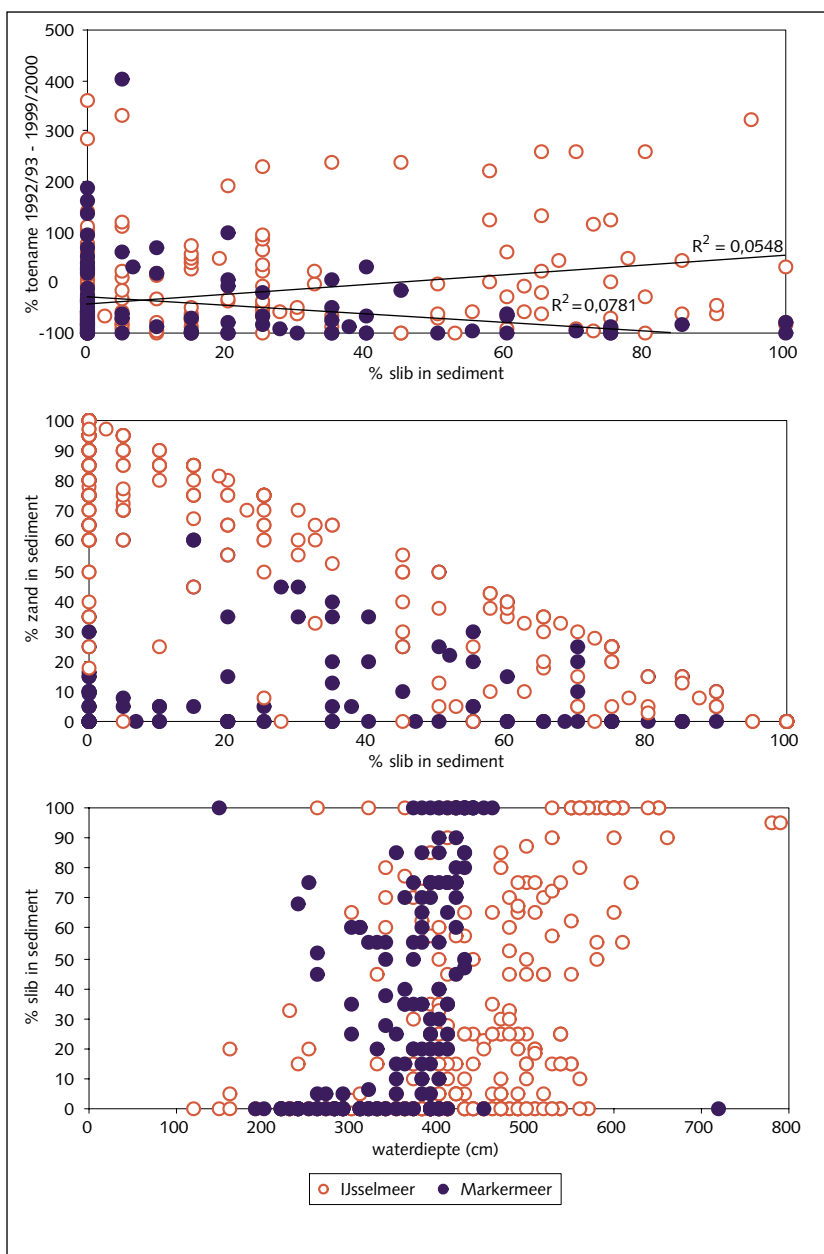
**Figuur 5.3**

- a) Verband tussen het percentage zuiderzeeschelpen in het sediment (volgens de sedimentkarakterisering behorende bij de mosselkarteringen in 1999/2000) en de biovolumes van de mosselen in het IJsselmeer in 1999 en het Markermeer in 2000.
- b) Verband tussen de dichtheid van overjarige mosselen (>11mm) en die van jonge mosselen uit het voorjaar (6-11mm).
- c) Verband tussen het percentage zuiderzeeschelpen in het sediment en de dichtheid van jonge mosselen uit het voorjaar (6-11mm)



**Figuur 5.4**

- a) Verband tussen het percentage slib in het sediment (volgens de slibkarakterisering behorende bij de mosselkarteringen in 1999/2000) en het percentage toename/afname van het biovolume van de mosselen in het Markermeer (1993-2000) en IJsselmeer (1992-1999). Alleen locaties met ten minste 10 ml biovolume in 1992/93.
- b) Verband tussen het percentage slib en het percentage zand in het sediment van Markermeer (2000) en IJsselmeer (1999).
- c) Verband tussen de waterhoogte tijdens de mosselopname en het percentage slib in het sediment in Markermeer (1999) en IJsselmeer (2000)



### Veranderingen in de sedimentsamenstelling

In Hulsegge (2001) wordt met behulp van enkele kaartjes gesuggereerd dat een aanvankelijk min of meer gelijk verdeelde hoeveelheid slib op de bodem van het Markermeer nog voor de aanleg van de Houtribdijk grotendeels verplaatst is naar het diepere oosten van het meer, en dat deze sliblaag vervolgens steeds dikker is geworden (Lenselink & Menke 1995; figuur 5.5). Daarbij trad mogelijk weer een uitbreiding naar het westen op. Een aantal van deze kaartjes is slechts op een klein aantal boringen gebaseerd, en het materiaal was bovendien niet allemaal te achterhalen. De beschreven tendens wordt echter bevestigd en gecompleteerd door vergelijking met de sedimentkarakterisering, behorende bij de mosselkarteringen van 1969 (van Soest 1970) en 2000.

In 1969, dus nog vóór de aanleg van de Houtribdijk, was sprake van zandig sediment met hoge dichtheden van Driehoeksmosselen (figuur 3.5) in het uiterste oosten van het huidige Markermeer, aansluitend op een soortgelijk gebied in het zuiden van het huidige IJsselmeer. In 1977 lijkt

---

sprake te zijn geweest van drie kernen voor wat betreft de dikte van de sliblaag; één in het midden, één in het zuidoosten en één in het noordoosten. Opvallend is dat de twee laatstgenoemde kerngebieden volgens de huidige diepteverdeling (figuur 5.1) niet in de diepste stukken van het meer lagen, maar net daarbuiten, deels daarvan gescheiden door kleine verhogingen in het profiel. Toch bleken in 1981 de mosselen al uit de diepten in het oosten te zijn verdwenen, alleen voor het midden van de Houtribdijk was nog een restant aanwezig (figuur 3.1). Begin jaren negentig was de slib kern in het midden van het meer bijna verdwenen, terwijl de andere twee verder waren aangegroeid, maar ook waren opgeschoven in de richting van de uiterste oostpunt van het meer. Het restant van de oude mosselbestanden dat in 1981 nog langs de Houtribdijk aanwezig was, was in 1993 verdwenen (figuur 3.1). De sedimentkarakterisering van de mosselkartering in 2000 geeft geen informatie over de dikte van de sliblaag, maar in het percentage slib in de toplaag zijn de oude slibkernen niet meer herkenbaar en het patroon komt nog sterker overeen met de diepteverdeling, wat een nog verder voortgeschreden verplaatsing van slib naar de diepere delen in het oosten suggereert (figuur 5.1).

Een vergelijking van zo dicht mogelijk bij elkaar gelegen boorlocaties uit verschillende perioden (figuur 5.6) stuit deels op verschillen in interpretatie van sedimenttypen.

Op locatie I is in alle drie de jaren klei tot 12 meter diepte aangetroffen. Alleen in 1978 werd boven op de klei een sliblaag van 10 cm gekarteerd. In het midden van het Markermeer is in de waterbodem tot een diepte van 8 à 9 meter matig vaste klei gevonden (locatie II) terwijl in 1991 de bovenste meter uit slappe klei bestond. Op locatie III is in alle jaren tot een diepte van 10 meter klei gekarteerd.

In het oostelijke deel van het Markermeer is voornamelijk klei gevonden waarop een laag van zo'n 10 á 25 cm slib voorkwam (locatie IV). Vlak tegen de Houtribdijk (locatie V) wordt afwisselend klei en zand gevonden waarbij in 1990 een sliblaag van 25 cm dikte voorkwam.

Uit de resultaten van deze boordata is niet duidelijk zichtbaar dat zich in de loop van de tijd, na aanleg van de Houtribdijk, een sliblaag in het oostelijk deel van het Markermeer begint te vormen.

Omdat nauwelijks slib naar het Markermeer kan worden aangevoerd, kan een voor de mosselen relevante verandering van de sliblaag alleen worden veroorzaakt door verplaatsingen van materiaal binnen het meer, of door wijzigingen in de opbouw van de toplaag (organische component, weerstand/slapheid van de toplaag).

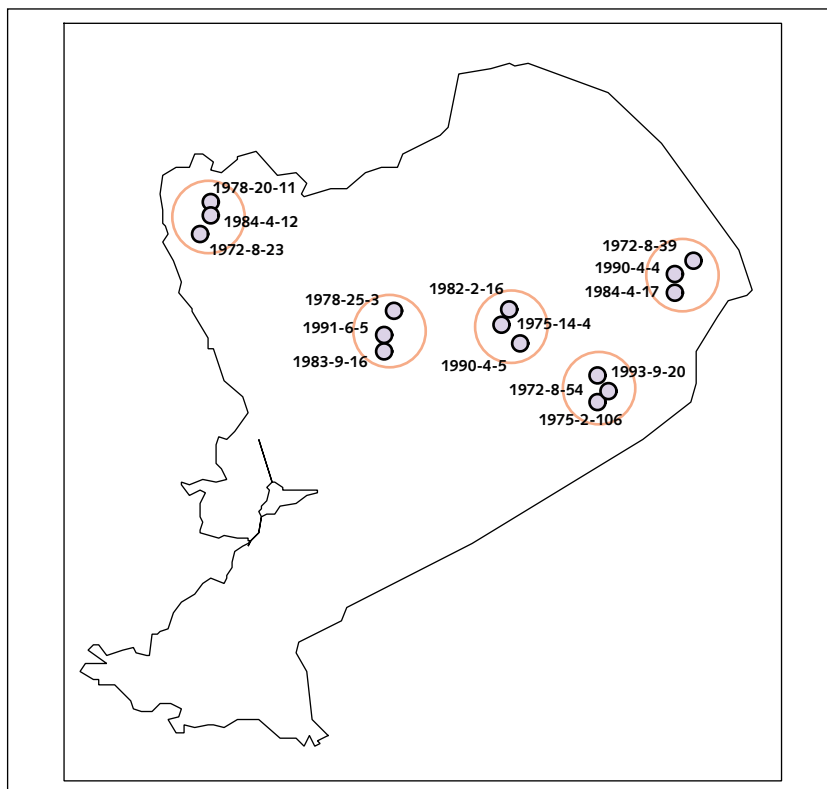
.....  
**Figuur 5.5**

a) en b) Dikte van de sliblaag volgens Hulsegge 2001/Lenselink & Menke 1995, geïnterpoleerd naar de locaties van de mosselkarteringen; a) 1977, b) 1989-94. c en d) Percentage slib in de toplaag volgens sedimentkarteringen behorende bij de mosselkarteringen van 1969 (c; van Soest 1970) en 2000 (d; bewerkt naar brongers 2001)





.....  
**Figuur 5.6**  
Boorlocaties voor sedimentkarakterisering, zodanig geselecteerd dat dicht bij elkaar gelegen boringen uit verschillende perioden met elkaar vergeleken konden worden



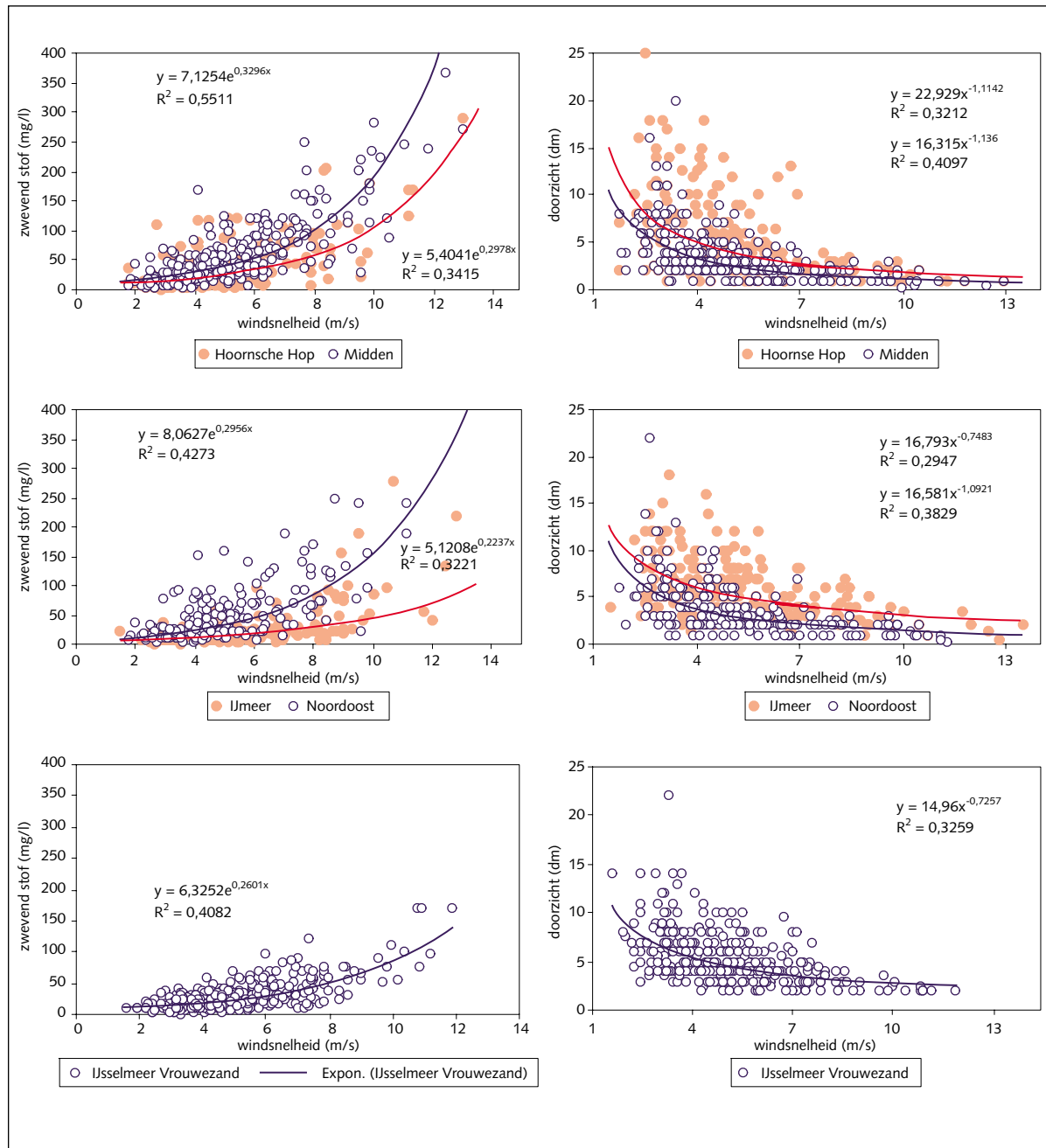
## 5.2 Wind, zwevend stof en doorzicht

### Relatie wind, zwevend stof en doorzicht

De concentratie zwevend stof wordt bepaald door de grootte van de resuspensieflux van de sliblaag (toplaag) van de waterbodem. Omdat er in het Markermeer veel slib aanwezig is, kan de concentratie zwevend stof tijdens sterke winden hoog oplopen. Maxima tot 300 mg/l zijn gemeten, maar hoge waarden zijn ondervetegenwoordigd omdat bij de hoogste windsnelheden niet gemeten kan worden (figuur 5.7).

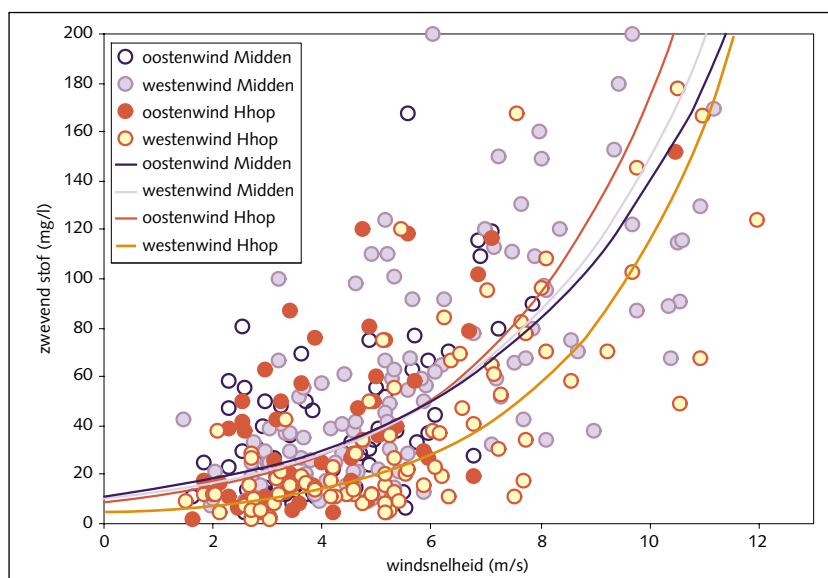
**Figuur 5.7**

Verband tussen de windsnelheid en zwevend stof en doorzicht op vier locaties in het Markermeer, 1982-2002 en op locatie IJsselmeer Vrouwezand (1982-1999)



Het doorzicht wordt door de hogere zwevend stof gehalten sterk negatief gecorreleerd met de windsnelheid. Lokale verschillen in waterdiepte, slibgehalte van de waterbodem en expositie ten opzichte van de wind verklaren verschillen in de invloed van wind op zwevend stof en doorzicht op de diverse meetlocaties in het Markermeer (zie ook Houwing *et al.*, 1997). In het IJmeer, waar minder slib aanwezig is, zijn de zwevend stof gehalten bij dezelfde windsnelheid aanzienlijk lager dan in het midden van het Markermeer, terwijl het doorzicht bij dezelfde windsnelheid hoger is (figuur 5.7). Daardoor verklaart de wind in het IJmeer een kleiner deel van de variatie in zwevend stof en doorzicht.

**Figuur 5.8**  
Verband tussen windsnelheid en zwevend stof op locaties Markermeer Midden en Hoornsche Hop bij oostenwind (45-135 graden) en westenwind (225-315 graden)



Dit laatste geldt ook voor de meer oostelijk gelegen delen van het Markermeer in vergelijking met het midden en westen. In de Hoornsche Hop is het water veelal relatief helder, vooral door een beschutte ligging voor de overheersende westenwinden (figuur 5.7). Ook de lage slibgehalten in het sediment en de hoge dichtheden van mosselen kunnen daarbij een rol spelen. Bij oostenwind, wanneer de Hoornsche Hop onbeschut is, wijkt de hoeveelheid zwevend stof en relatie tot de windsnelheid echter nauwelijks af van die in het midden van het meer (figuur 5.8). Bij westenwind ontstaat een gradiënt van toenemende zwevend stof gehalten en afnemend doorzicht van de Hoornsche Hop naar het meetpunt Markermeer Noordoost aan de overkant. Deze gradiënt is in de eerste plaats een gevolg van de toenemende strijklengte, maar wordt (ondanks de toenemende diepte) versterkt door het toenemende slibgehalte van de bodem en de afnemende dichtheid van de mosselen. Bij oostenwind is de gradiënt omgekeerd, maar (aanzienlijk) minder sterk. In beide gevallen verdwijnt de gradiënt bij de hoogste windsnelheden, omdat dan tenslotte het grovere sediment in het westen van het meer ook suspendeert. Bij zeer lage windsnelheden lijkt de gradiënt ook te verzwakken doordat dan ook het oosten relatief helder wordt, maar hij verdwijnt niet helemaal, waarschijnlijk als gevolg van de grotere filtratiecapaciteit van de mosselen in het westen. Het ontbreken van filtratie in de wintermaanden is wellicht de oorzaak van een verzwakking van de gradiënt bij westenwind in dit seizoen. Het zwevend stof gehalte en doorzicht in gebieden als de Hoornsche Hop zijn door de combinatie van bodemtype, mosseldichtheid en ligging t.o.v. de overheersende windrichting aanzienlijk minder gevoelig voor fluctuaties in windsterkte dan in het midden en oosten.

---

### **Veranderingen in het ruimtelijke patroon:**

In de periode 1972-75, de jaren voorafgaand aan de voltooiing van de Houtribdijk, lijkt nauwelijks sprake te zijn geweest van ruimtelijke verschillen in doorzicht (figuur 4.13). Het meetpunt Markermeer Noordoost leverde zelfs herhaaldelijk de hoogste doorzichtwaarden op. Dit is in overeenstemming met het feit dat hier in 1969 nog zandig sediment met hoge dichtheden van mosselen werd gevonden (figuur 5.4, figuur 3.5). Er was dus nog geen sprake van versterking van de strijklengtegradient door van west naar oost toenemende slibgehalten en mosseldichtheden. Daarnaast kan, gezien de veel hogere nutriëntgehalten in de jaren voor voltooiing van de Houtribdijk (figuur 4.13), het effect van een eventuele strijklengtegradient zijn gemaskeerd door een veel hoger aandeel van algen in het zwevend stof. Er zijn geen chlorofylmetingen uit deze jaren beschikbaar, maar het feit dat het water ook in de beschutte delen van het meer in het westen troebel was, ondersteunt deze hypothese.

### **Veranderingen in relatie wind en zwevend stof**

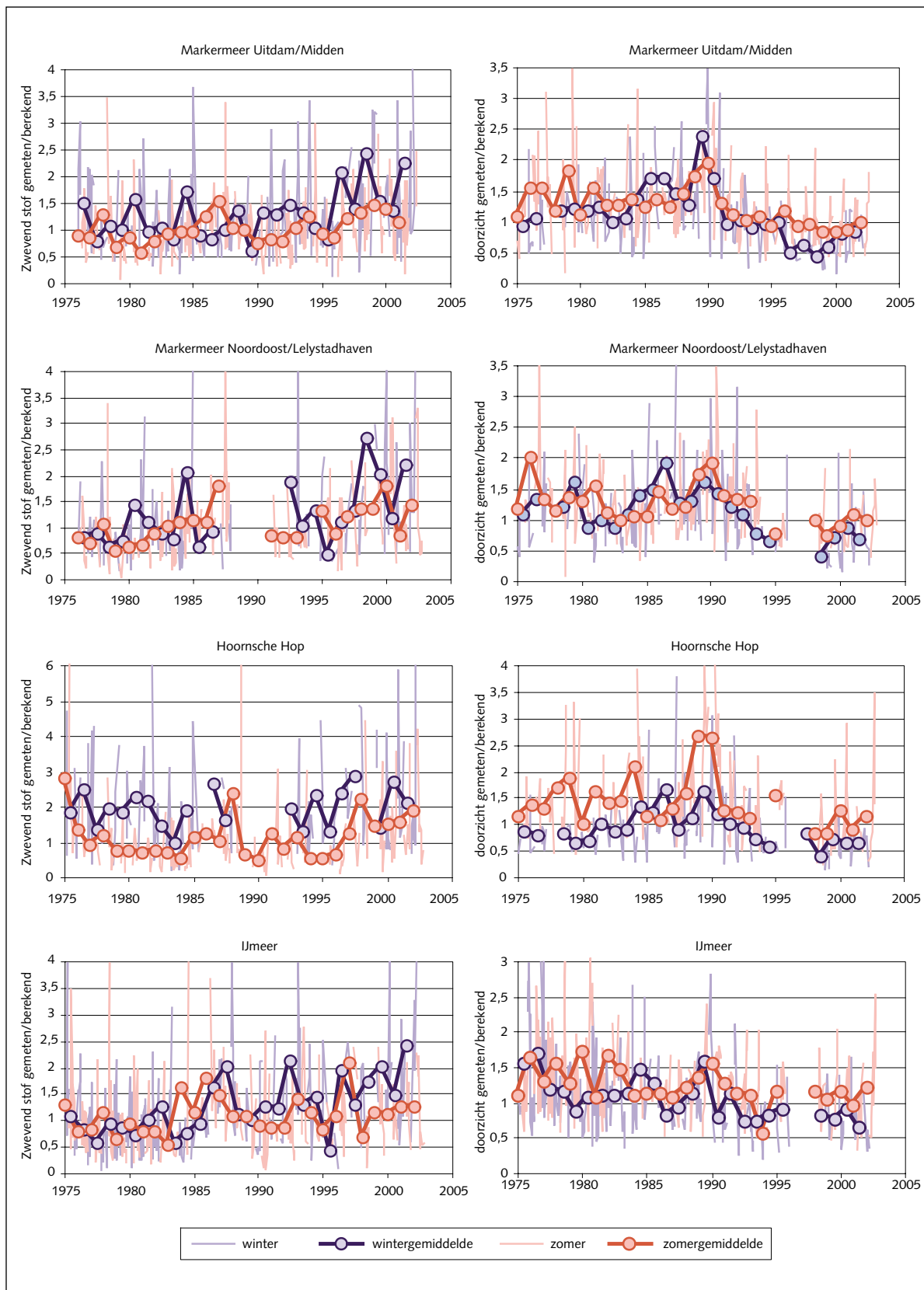
Door middel van de relatie tussen wind en zwevend stof kan vanuit de gemeten windsnelheid een verwachting van het zwevend stof en van het doorzicht berekend worden (figuur 5.9). De verhouding tussen deze waarden en de werkelijke waarden moet dan gemiddeld gelijk zijn aan 1. In de praktijk blijkt deze verhouding aan sterke veranderingen onderhevig te zijn. In de eerste plaats blijkt er een seizoensritmiek in deze verhouding te bestaan, met relatief hoge zwevend stof gehalten en lage doorzichten in de winter en t.o.v. de windsnelheid lage zwevend stof gehalten en hoge doorzichten in de zomer. In de tweede plaats vallen een aantal duidelijke veranderingen in de verwachte getallen op in de jaren tachtig en negentig.

De hoeveelheid zwevend stof die in het water gemeten wordt bij een gegeven windsterkte blijkt in de loop der jaren te zijn toegenomen, met name in het winterhalfjaar. In het IJmeer en op de locatie Markermeer Noordoost is deze toename min of meer geleidelijk verlopen, maar op Markermeer Midden en in de Hoornsche Hop is sprake van een meer abrupte toename in de tweede helft van de jaren negentig. In die periode lijkt op alle locaties het seizoenspatroon versterkt te zijn door relatief sterke toename van de gehalten in het winterhalfjaar.

Veranderingen in deze verhoudingen geven aan dat de gevoeligheid van het sediment voor windopwerveling verandert. Zulke veranderingen, hetzij in de loop van het seizoen, hetzij in de loop der jaren, geven aanwijzingen voor een veranderde rol van biota bij het vastleggen van bodemmateriaal en het voorkomen van resuspensie. Een belangrijke oorzaak van verminderde vastlegging van sediment en versterkte windinvloed zou verminderde bodemafdekking en filtratie door Driehoeksmosselen kunnen zijn.

**Figuur 5.9**

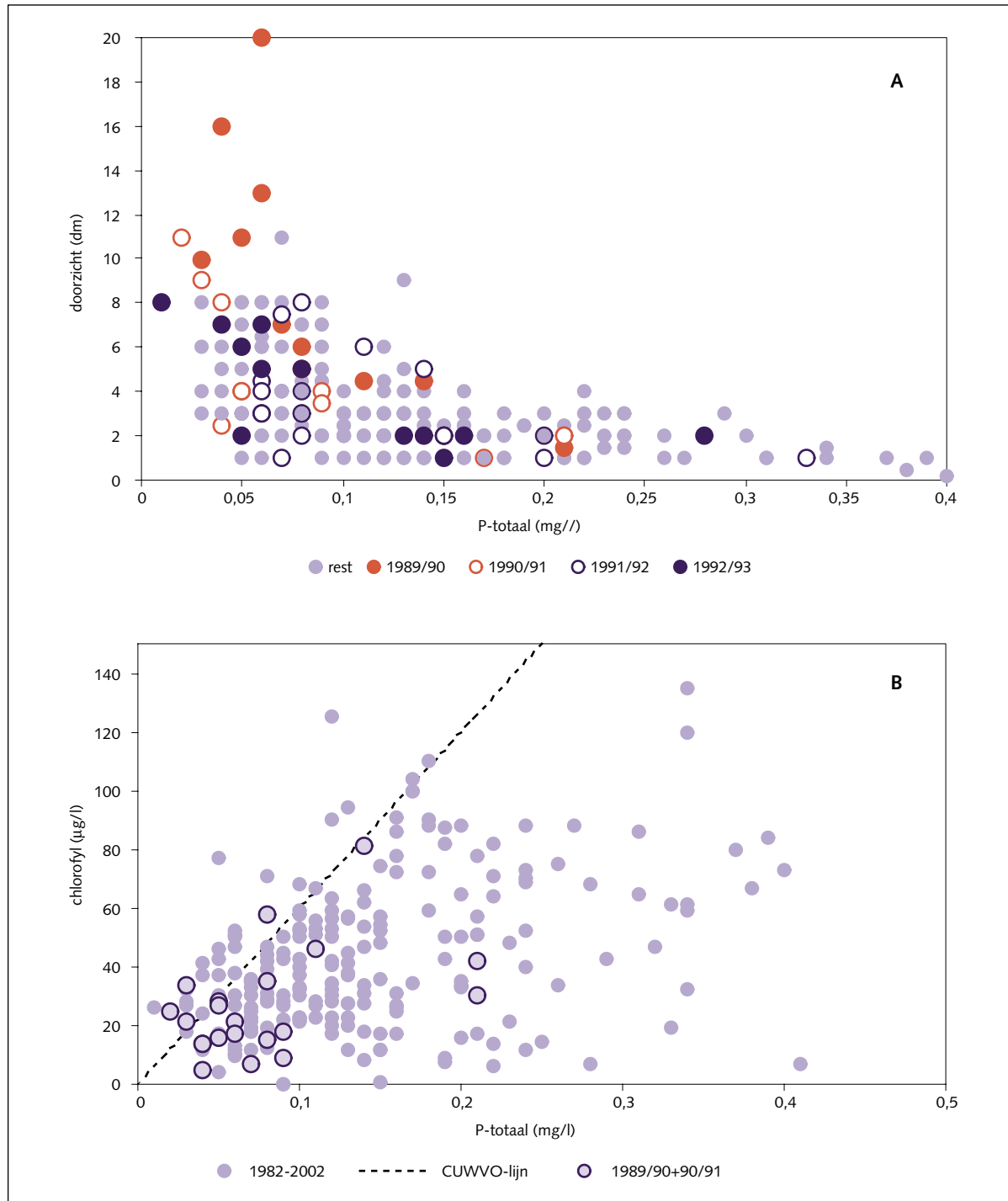
Verloop van de verhouding tussen berekende en werkelijke waarden van zwevend stof gehalte en doorzicht in de periode 1975-2002 op vier locaties in het Markermeer. De berekende waarden zijn bepaald vanuit de gemiddelde windsnelheid op de meetdag en de dag daarvoor, en de formules voor de relatie met zwevend stof en doorzicht die zijn weergegeven in figuur 5.7



De patronen van het doorzicht laten op alle locaties verhoogde waarden zien in 1989 en 1990, gevolgd door een structurele afname, die nog iets sterker is in de wintermaanden. De hoge doorzichtwaarden in 1989 en 1990 komen na windcorrectie aanzienlijk sterker naar voren dan in het overzicht in figuur 4.13. Deze waarden gaan samen met lage gehalten van totaal fosfor. Dit is de periode waarin voor het eerst aanwijzingen voor fosforlimitatie van de algengroei naar voren komen en de ligging van

**Figuur 5.10**

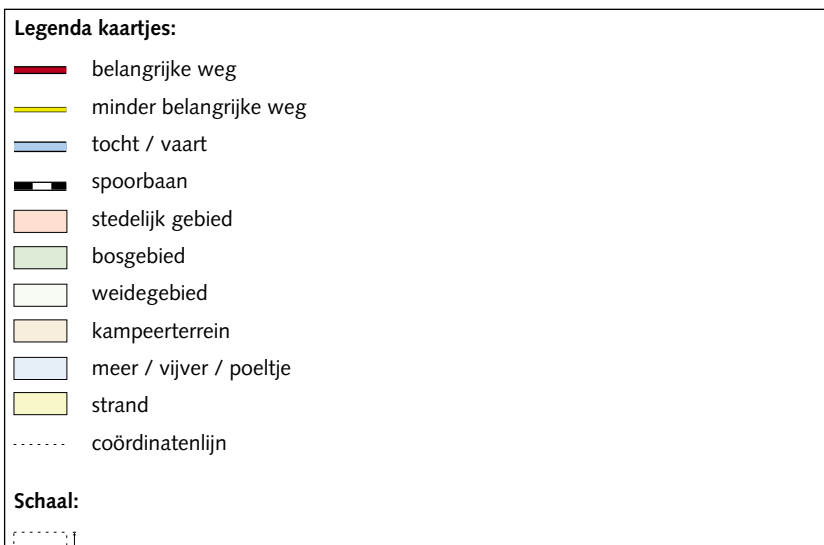
Relatie tussen a) totaal fosfor en doorzicht op locatie Markermeer Midden in vier seizoenen omstreeks 1990 ten opzichte van de andere seizoenen in periode 1982-2002, en b) totaal fosfor en chlorofyl op locatie Markermeer Midden in 1989/90, 1990/91 ten opzichte van de overige seizoenen in de periode 1982-2002, en ten opzichte van de theoretisch maximale verhouding als verbeeld door de CUWVO-lijn



individuele waarden van de verhouding tussen fosfor en chlorofyl ten opzichte van de CUWVO-lijn suggereert dat dit in 1989 en 1990 inderdaad het geval was (figuur 5.10). In de rest van de jaren negentig treden nog wel lage chlorofylgehalten op, maar vaak in combinatie met relatief hoge zwevend stof gehalten. In 2001 lagen de punten echter opnieuw rond de CUWVO-lijn, met in dit geval slechts een geringe toename van het doorzicht (figuur 5.9). Het uitblijven van een duidelijke doorzichttoename in 2001 is te verklaren uit een verandering van de samenstelling en de optische werking van het zwevend stof, die bijv. blijkt uit een toegenomen hoeveelheid chlorofyl ten opzichte van de organische fractie van het zwevend stof (figuur 5.11). Belangrijker is echter dat de fosforgehalten uit 2001 niet betrouwbaar zijn (zie pag 15).

**Figuur 5.11**

Relatie tussen de gemeten chlorofylgehalten op locatie Markermeer Midden en de gehalten die verwacht werden op grond van de algemene relatie tussen chlorofyl en organische zwevend stof



### Seizoenspatroon

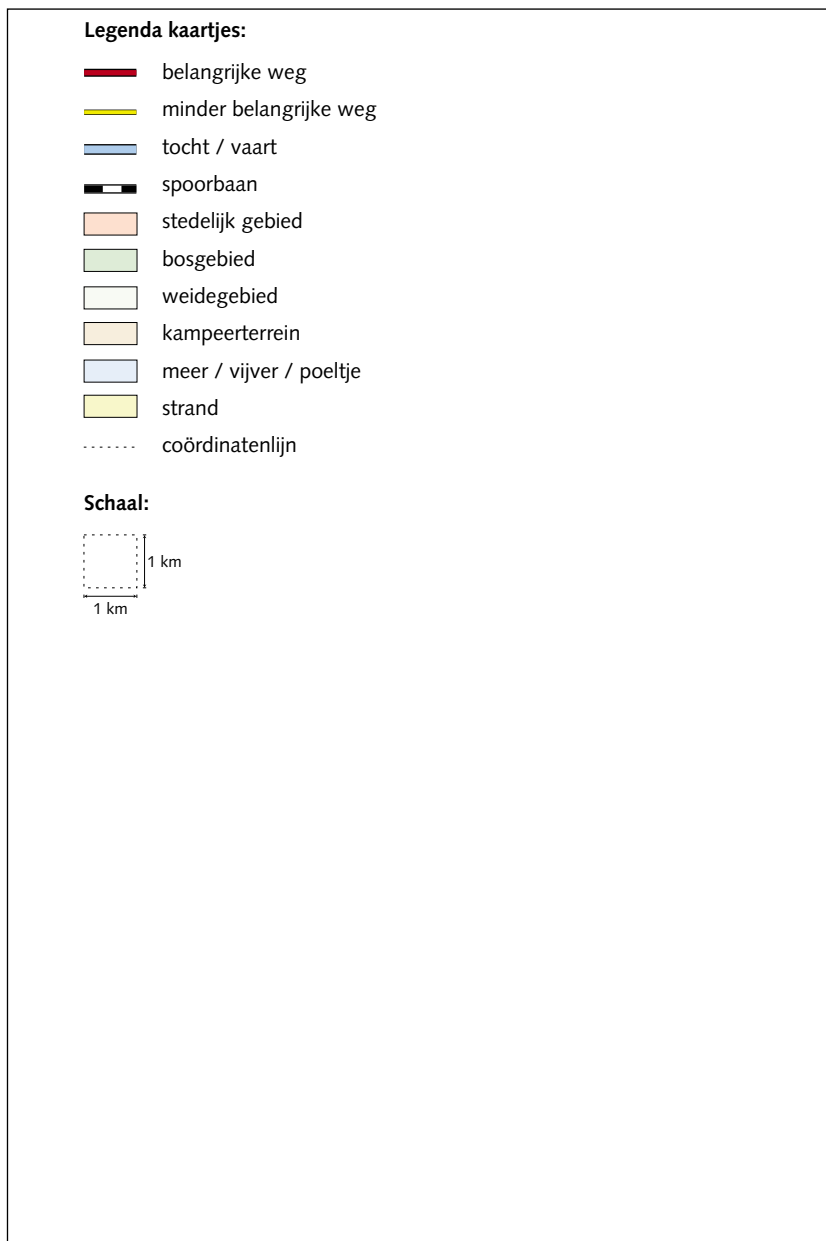
Op alle stations in het Markermeer werden in de wintermaanden (met name de periode december tot en met maart) de hoogste concentraties zwevend stof gemeten. Deze hogere waarden kunnen direct gerelateerd worden aan de gemiddeld hogere windsnelheden in de wintermaanden (figuur 5.12). Op station IJsselmeer Vrouwezand, waar de wind minder vat heeft op het sediment als gevolg van de grotere diepte en het zandiger sediment, was nauwelijks een seizoenspatroon zichtbaar.

Uit figuur 5.9 bleek dat de veranderingen in zwevend stof gehalten bij een bepaalde windsnelheid 's winters een ander verloop hebben gevolgd dan 's zomers. De veranderingen in het seizoenspatroon zijn verder onderzocht door de perioden 1982-1992 en 1993-2002 te vergelijken (figuur 5.13). Hiertoe zijn de zwevend stof gehalten opnieuw eerst gecorrigeerd voor de windsnelheid, met behulp van de formules uit figuur 5.7. Dan blijkt allereerst dat ondanks de correctie voor windsnelkheid nog steeds seizoenspatronen bestaan in de zwevend stof gehalten, mogelijk door seizoensgebonden verschillen in de biota die de opwerveling kunnen beïnvloeden, zoals de concentratie en samenstelling van het fytoplankton en de aanwezigheid van bodemalgen, of de (temperatuurgebonden) filtratiecapaciteit en de mate van bodemafdekking van de mosselpopulatie. Verder blijkt dat in de periode vanaf 1993 op alle stations in het Markermeer in de periode december t/m april, maar deels ook in de zomermaanden, de zwevend stof gehalten bij dezelfde windsnelheid gemiddeld aanzienlijk hoger zijn dan in 1981-1992 (figuur 5.13).

Op de locaties Markermeer Midden en vooral Noordoost/Lelystad en IJmeer zijn daarbij de verschillen tussen zomer en winter groter geworden (bij locatie Noordoost/Lelystad valt de scheiding tussen de twee perioden echter samen met de verlegging van het meetpunt van Noordoost naar Lelystad). In het IJsselmeer, waar het seizoensverloop veel meer door fytoplankton wordt gestuurd, was sprake van een totaal ander patroon en een andere verandering daarin, samenhangend met o.a. het al of niet optreden van een diatometeeënpijk en daaropvolgende "clearwater phase" in het voorjaar of het al of niet treffen daarvan in de meetgegevens (zie ook Noordhuis 2000).

**Figuur 5.12**

a) Gemiddelde maandelijks concentraties zwevend stof op vier locaties in het Markermeer en op locatie IJsselmeer Vrouwezand over de periode 1982-2001, b) gemiddelde windsnelheid per maand op de meetdagen en op alle dagen in de periode 1982-2002 (windgegevens KNMI, meetstation Schiphol)



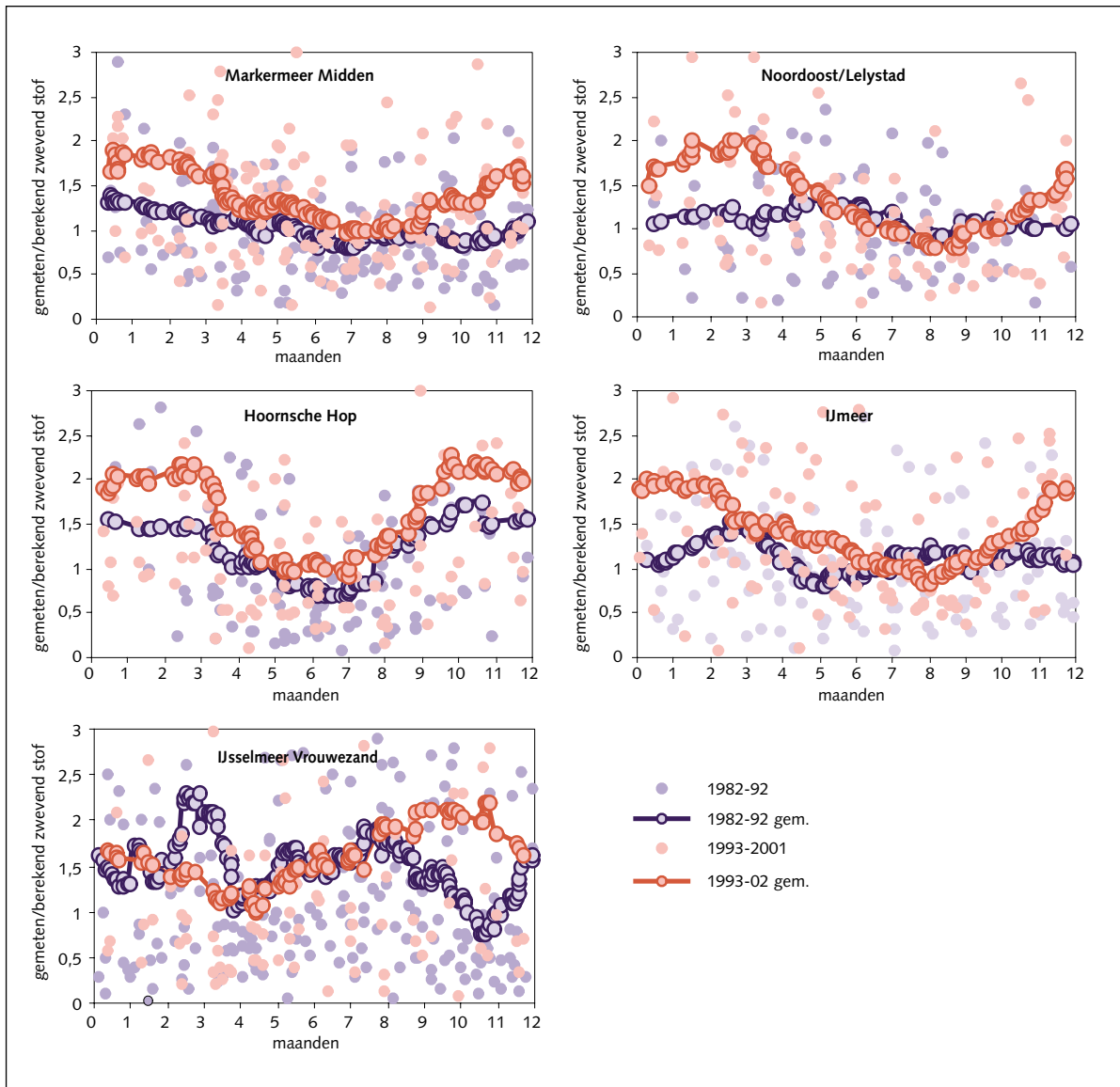
De toename van de zwevend stof gehalten in de wintermaanden gaat samen met zowel een toename van chlorofyl als een toename van de anorganische fractie in het zwevend stof (figuur 5.14). Het patroon van deze laatste verandering sluit beter aan bij het patroon van het zwevend stof zelf; de toename van chlorofyl geldt ook voor april, mei en juni. Dit suggereert



dat in de wintermaanden naast een toename van het fytoplankton vooral een toename van resuspensie is opgetreden. Het doorzicht was op locatie Markermeer Midden, omgerekend naar een veel voorkomende standaard windkracht van 4 m/s, in de periode 1993-2001 gedurende het gehele seizoen aanzienlijk slechter dan in de periode daarvoor. Relatief is de afname in de wintermaanden het grootst; een verdere afname van de absolute waarden is in de wintermaanden nauwelijks nog mogelijk.

**Figuur 5.13**

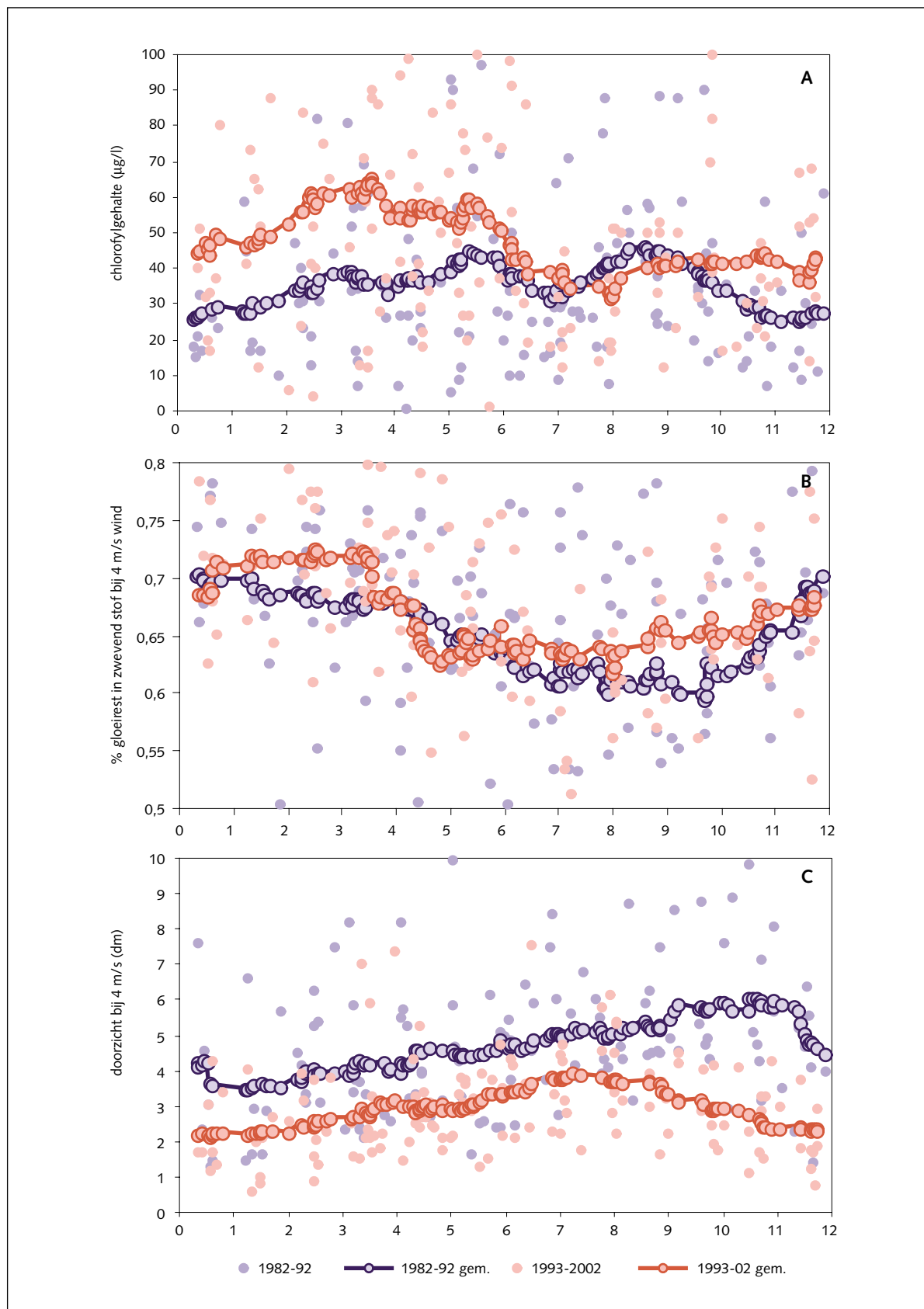
Seizoensverloop van zwevend stof gehalten na correctie voor windsnelheid (verhouding tussen gemeten gehalten en de berekende gehalten bij de door KNMI opgegeven windsnelheid) in de periode 1982-1992 en de periode 1993-2002. Gemiddelden zijn lopende gemiddelden over tien in dagnummer opeenvolgende metingen binnen de desbetreffende periode



Het feit dat in elk geval de veranderingen in het seizoenspatroon van het zwevend stof gehalte op alle vier de stations min of meer gelijk is, houdt in dat dat ook het geval is op locaties waar ook in de jaren tachtig al weinig of geen mosselen voorkwamen. Dit suggereert dat in samenhang met de afname van de mosselen in het westen een versterkt transport van slib naar het oosten plaatsvindt. Als de bewerking uit figuur 5.13 wordt herhaald na splitsing voor dagen met oosten- dan wel westenwind, wordt deze suggestie

**Figuur 5.14**

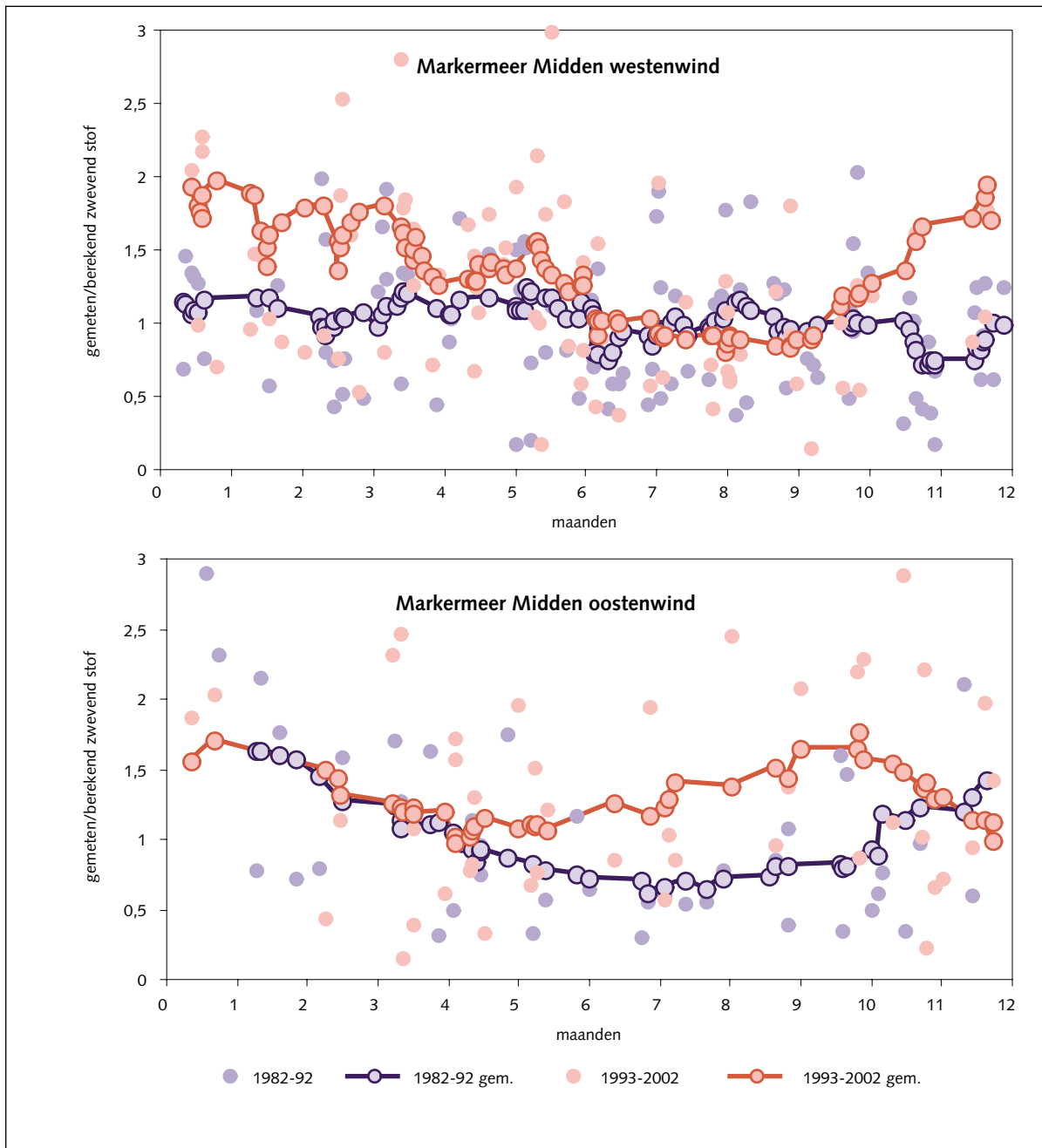
Seizoensverloop van het chlorofylgehalte en van de anorganische fractie in het zwevend stof en het doorzicht, omgerekend naar doorzicht bij een standaard windsnelheid van 4 m/s op locatie Markermeer Midden, in de periodes 1982-1992 en 1993-2002. Gemiddelden zijn lopende gemiddelden over tien in dagnummer opeenvolgende metingen binnen de desbetreffende periode



versterkt: het patroon uit figuur 5.13 blijkt alleen betrekking te hebben op dagen waarop de wind uit het westen, dus uit de richting van de uitgedunde mosselpopulatie waait (figuur 5.15). Bij oostenwind was er in de winter geen verschil tussen de jaren tachtig en de jaren negentig (Markermeer Midden), terwijl het verschil in de zomer juist groot was. Dit laatste kan een effect zijn van de relatief kleine hoeveelheid gegevens bij deze bewerking, maar kan ook te maken hebben met verdere opbouw van de sliblaag in het oosten en eventuele negatieve effecten daarvan op de bodemgemeenschap (bijv. benthische algen).

**Figuur 5.15**

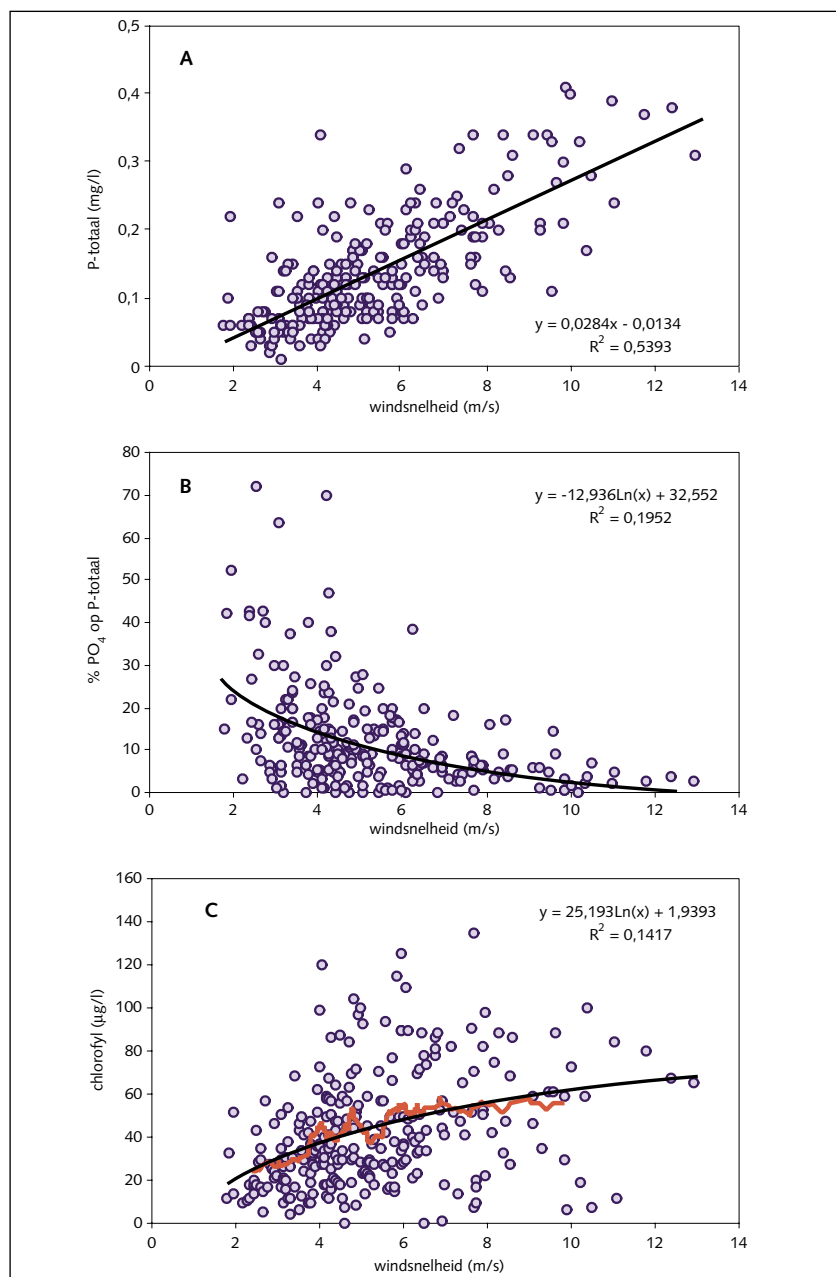
Seizoensverloop van zwevend stof gehalten op locatie Markermeer Midden, na correctie voor windsnelheid in de periode 1982-92 en de periode 1993-2002 (als in figuur 5.13), na scheiding voor dagen met westenwind (a) en oostenwind (b)



### 5.3 Wind, nutriënten en chlorofyl

Wind veroorzaakt resuspensie van bodemmateriaal. Omdat daaraan fosfor gebonden is, neemt met toenemende windsnelheid behalve het zwevend stof ook het totaal fosfor gehalte toe (figuur 5.16). Het percentage orthofosfaat neemt echter af, mogelijk omdat het geresuspendeerde slib veel vrije bindingsplaatsen bevat, zodat het vrije orthofosfaat steeds meer aan slibdeeltjes gebonden wordt. De resultante van deze twee trends is een lichte daling van de concentratie orthofosfaat met toenemende windsnelheid. Ook de chlorofylgehalten zijn positief gerelateerd aan de windsnelheid, hoewel dit verband niet zeer sterk is. De toename is mogelijk een gevolg van resuspensie van levende algen die zich in de toplaag van de bodem bevonden of van het feit dat bij chlorofylbepalingen een deel van de afbraakproducten van chlorofyl niet kunnen worden uitgesloten. De toename is niet lineair, maar vlakt af bij hogere windsnelheden, en in feite is er bij een windsnelheid van meer dan 6 m/s geen toename meer (Markermeer Midden, figuur 5.16c). Lichtbeperking kan hierbij een rol spelen.

**Figuur 5.16**  
Verband tussen windsnelheid en  
a) totaal fosfor,  
b) percentage orthofosfaat op totaal  
fosfor en  
c) chlorofylgehalten op locatie Marker-  
meer Midden, 1982-2002 (c: rode lijn =  
lopend gemiddelde over 25 in wind-  
snelheid oplopende waarden)



## 5.4 Actuele weersomstandigheden

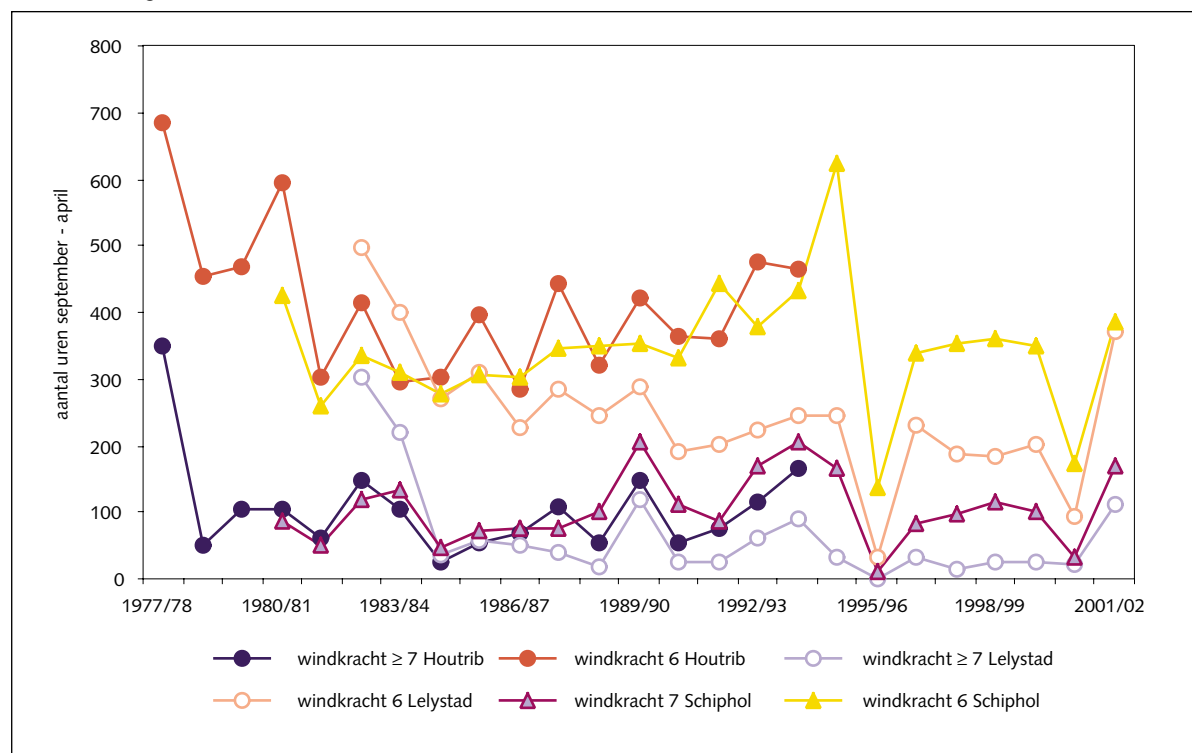
### Windsterkte

Uit het voorgaande blijkt dat de windsterkte van grote invloed is op diverse waterkwaliteitsparameters. Dit betekent dat trendmatige of abrupte veranderingen in windsnelheden, maar ook in windrichting, regenval, vorst en ijsbedekking etc. gevolgen kunnen hebben voor het functioneren van het ecosysteem van het Markermeer. Voor de Driehoeksmosselen in het IJsselmeergebied zijn de windsterkte (en in mindere mate windrichting) en de watertemperatuur de belangrijkste aspecten van de weersomstandigheden.

De meest relevante gegevens van het KNMI zijn die van meetstation Houtrib, waar de windsnelheid is gemeten van 1977 tot in 1994. Uit deze gegevens blijkt dat de winters van 1992/93 en 1993/94 de meest windrijke winters waren sinds het einde van de jaren zeventig (figuur 5.17). Uit gegevens van station Lelystad (vliegveld), gebruikt vanwege de nabijheid en het feit dat hier ook na 1994 gemeten is, komt dit niet naar voren, maar deze gegevens tonen ook over het algemeen een andere (dalende) trend die wellicht te maken heeft met de voortschrijdende inrichting van het omliggende poldergebied. Voor het bestuderen van de gehele periode t/m 2002 wordt voor deze studie daarom teruggegrepen op de windgegevens van Schiphol, die een aanzienlijk betere correlatie met die van Houtrib blijken te vertonen dan die van Lelystad. Dan blijken ook de winters van 1989/90 en 1994/95 er uit te springen. De periode 1992-95 was dus relatief rijk aan wind, terwijl daarna een reeks van rustiger jaren aanbrak.

.....  
**Figuur 5.17**

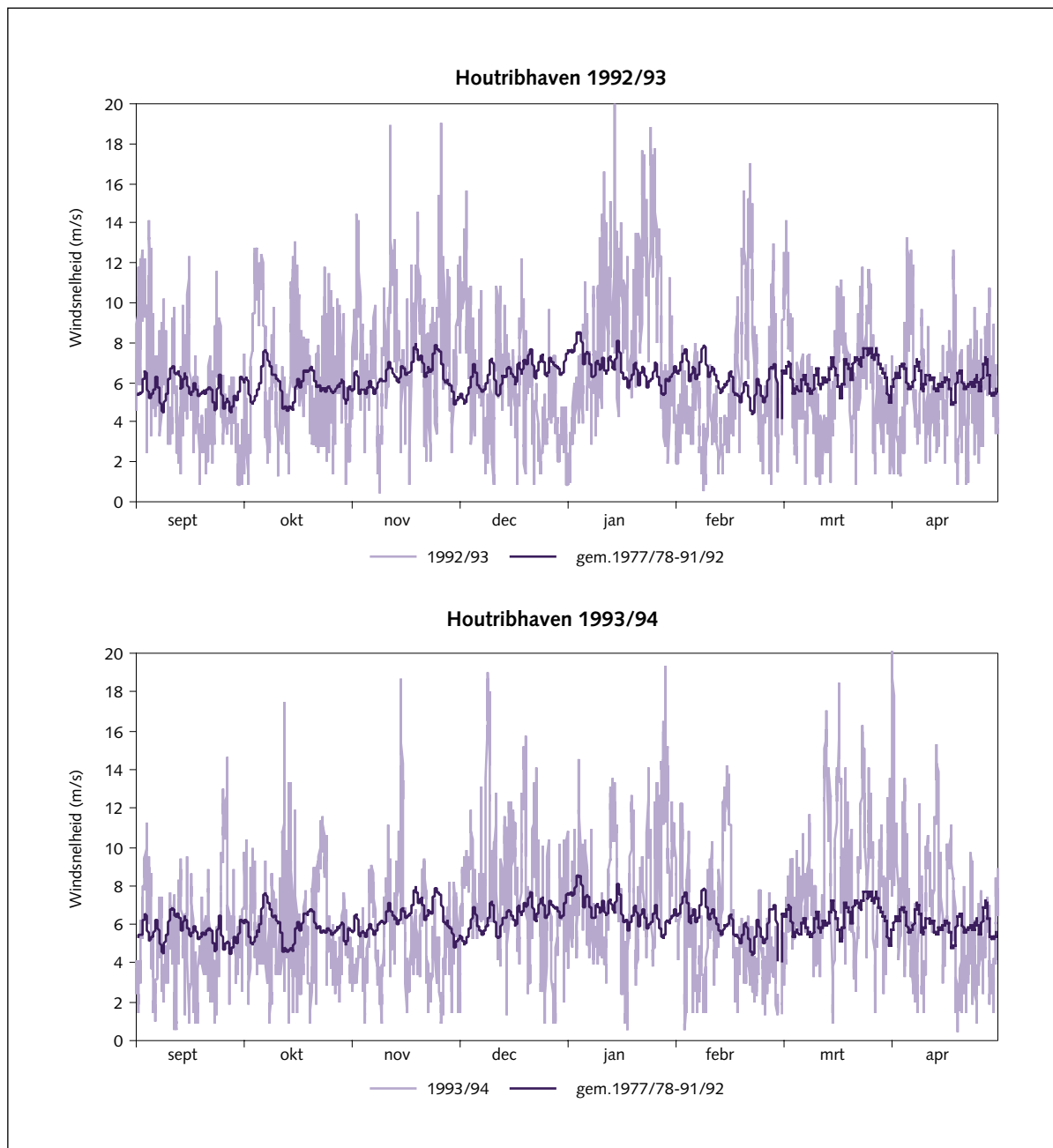
Aantal uren wind van windkracht 6 en van windkracht 7 en meer (september t/m april) op meetstations Houtrib, Lelystad en Schiphol, 1977-2002. Gegevens KNMI



In de gegevens van station Houtrib wordt seizoen 1992/93 gekenmerkt door een reeks van vijf perioden met harde wind in november en een opvallend lange periode van aanhoudend harde wind in januari. In seizoen 1993/94 was er vooral harde wind in december, eind januari en in maart en april. In dit seizoen werden perioden met harde wind echter sneller afgewisseld door kalme perioden. Met name in januari 1993 kwam de windsnelheid nauwelijks onder de gemiddelde waarden over 1977-92 (figuur 5.18). In de laatste windrijke winter (1994/95) zijn op station Houtrib geen metingen meer verricht.

**Figuur 5.18**

Windsnelheid per uur op meetstation Houtrib in de winterseizoenen 1992/93 en 1993/94 (september t/m april), vergeleken met de daggemiddelden over de seizoenen 1977/78 t/m 1991/92. Gegevens KNMI



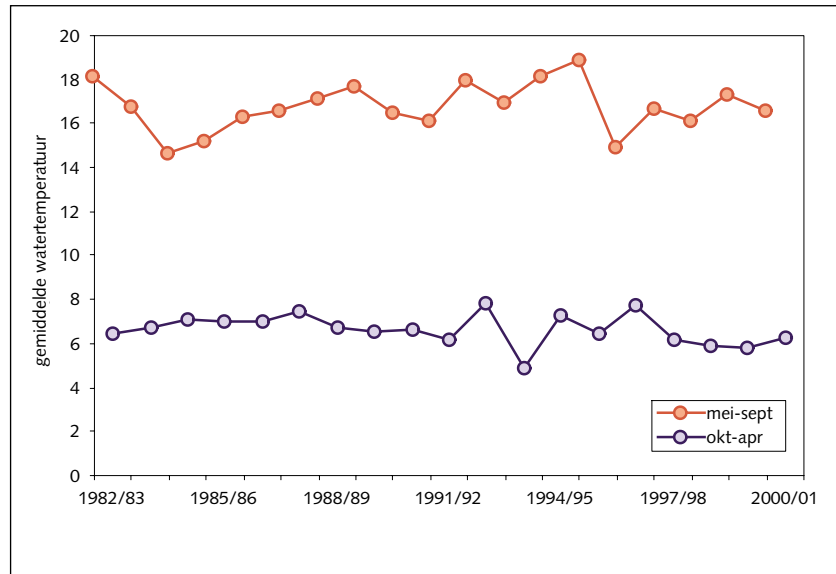
### Watertemperatuur

De activiteit van de mosselen neemt toe met de watertemperatuur. Vooral boven de 10°C neemt de activiteit snel toe, maar ook bij lagere temperaturen is er sprake van enige positieve invloed van de temperatuur (Reeders 1989). Een hogere activiteit betekent niet alleen een grotere filtratiesnelheid, maar ook een grotere energie- en voedselbehoefte.

Uit een langjarig overzicht van de gemiddelde winter- en zomertemperatuur zoals gemeten in het water van het Markermeer brengt in de eerste plaats zomer 1992 en winter 1992/93 naar voren als warm t.o.v. de jaren daarvoor. Ook de zomers van 1994 en 1995 en de winters van 1994/95 en 1996/97 waren op grond van de metingen op de meetdagen relatief warm (figuur 5.19).

**Figuur 5.19**

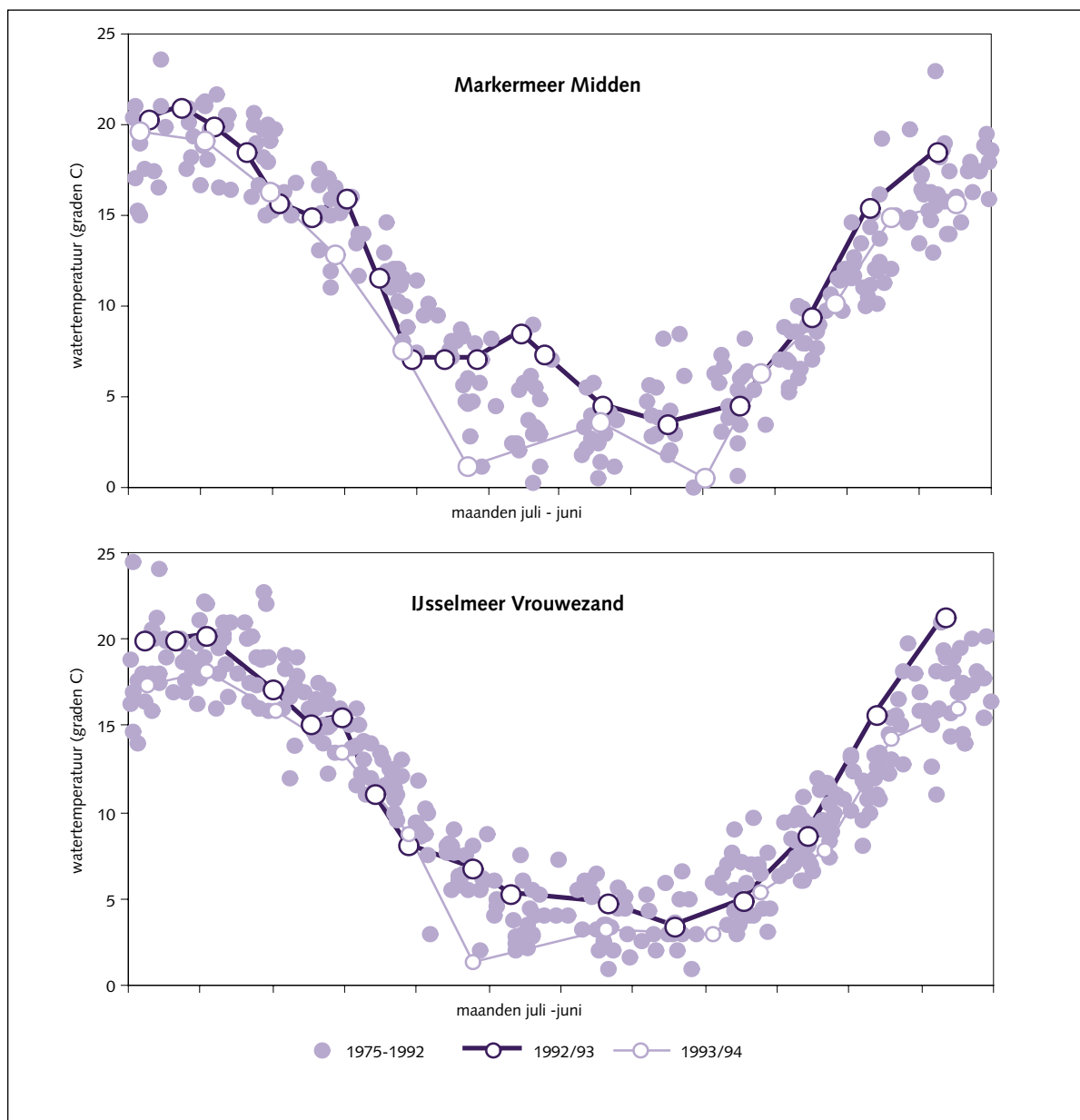
Gemiddelde watertemperatuur van Markermeer Midden op de meetdagen in het zomerhalfjaar (excl. april) en de daaropvolgende winter (incl. april)



Uit een vergelijking van het seizoensverloop van de watertemperatuur van juli 1992 t/m juni 1993 met dat van de voorgaande seizoenen blijkt dat de watertemperatuur in het Markermeer met name in de eerste helft van de winter op hoge waarden (ca. 7-8°C) is blijven hangen (figuur 5.20). In het IJsselmeer was dat ook het geval, maar hier werd toch een meer geleidelijke afname van de temperatuur gemeten. De waarden uit de winter van 1993/94 waren aanzienlijk lager.

**Figuur 5.20**

Seizoensverloop van de watertemperatuur in het Markermeer en het IJsselmeer op de meetdagen in de seizoenen 1992/93 en 1993/94 in vergelijking met het verloop in de seizoenen daarvoor (Markermeer Midden 1982-92, IJsselmeer Vrouwezand 1975-92)



### 5.5 Conclusies fysisch-chemische parameters

Het voorkomen van Driehoeksmosselen in het Markermeer is positief gecorreleerd met de hoeveelheid zuiderzeeschelpen aan het oppervlak van de bodem (substraat), en negatief met de hoeveelheid slib in de toplaag. Ook de mate van afname is significant gecorreleerd met de hoeveelheid slib. Combinatie van karteringen van de toplaag van het sediment en bewerkingen van sedimentgegevens behorend bij de mosselkarteringen resulteert in een indruk van oostwaartse verplaatsing van slib na de aanleg van de Houtribdijk en, hoewel minder duidelijk, een toename van de dikte van de sliblaag vanuit het oosten.



---

In het IJsselmeer zijn zuiderzeeschelpen minder belangrijk als substraat en spelen lege schelpen van grotere Driehoeksmosselen een belangrijke rol. De mate van toe- of afname is hier niet gerelateerd aan het slibgehalte, waarschijnlijk mede omdat het slib in het IJsselmeer in hogere mate is gemengd met zand.

De hoeveelheid zwevend stof en het doorzicht zijn in het Markermeer sterk gecorreleerd met de windsterkte. Het doorzicht was na windcorrectie op alle stations in het Markermeer verhoogd in 1989 en 1990, gepaard aan lage gehalten van totaal fosfor en orthofosfaat, indicaties voor forforlimitatie van de algengroei. Vanaf 1993 was de hoeveelheid zwevend stof echter bij een zelfde windsnelheid gemiddeld aanzienlijk hoger dan in de periode daarvoor, terwijl het doorzicht lager was. Het doorzicht was na 1993 door het gehele seizoen gemiddeld slechter, de zwevend stof gehalten waren vooral in december-maart relatief hoog. Zowel hogere algenconcentraties als sterkere resuspensie lijken hieraan ten grondslag te liggen.

De overgang naar hogere zwevend stof gehalten en lager doorzicht valt samen met gemiddeld hoge windsnelheden in het begin van de jaren negentig (1992/93, 1993/94 en 1994/95). De winter van 1992/93 valt niet alleen op door hoge windsnelheden, maar ook door consequent hoge watertemperaturen, met name in de eerste helft van het seizoen.

---

---

## 6 Discussie

---

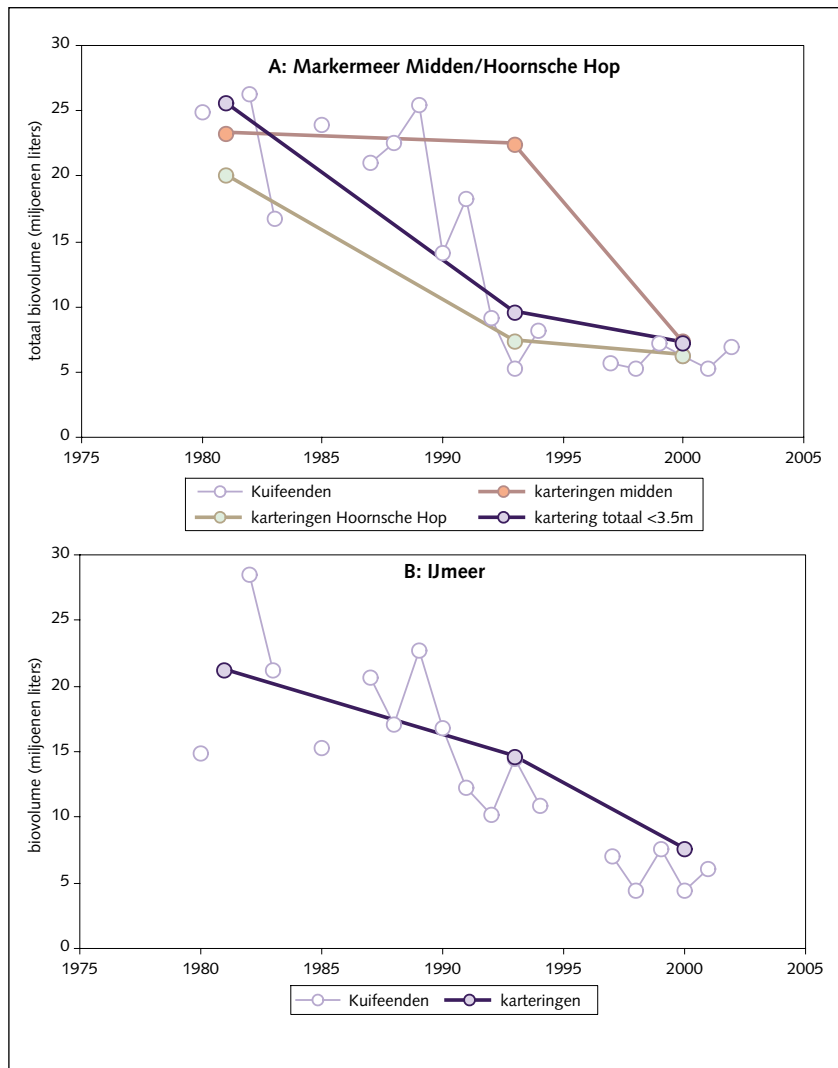
### 6.1 Reconstructie met Kuifeenden en doorzicht

Uit de mosselkarteringen van 1981, 1993 en 2000 blijkt dat de mossel-populatie in het Markermeer in deze periode op basis van biomassa/biovolume met ongeveer twee derde is afgenomen. Op grond van de drie karteringen alleen is het niet mogelijk het patroon van deze afname weer te geven en dat bemoeilijkt de analyse van de oorzaken achter de afname. Daarom wordt in dit rapport gepoogd het verloop van de populatie-omvang te reconstrueren met behulp van de twee belangrijkste afgeleide parameters: het aantal benthivore watervogels en het doorzicht. De relatie tussen de dichtheid van Driehoeksmosselen en het aantal Kuifeenden kwam eerder naar voren uit onderzoek in de Randmeren en de IJsselmonding en wordt bevestigd door de relatie tussen de veranderingen in de samenstelling van het dieet door het seizoen en de mate van afname van de Kuifeenden, zoals beschreven door figuur 4.3 in dit rapport. Door de geringe diepte waarop de mosselpopulatie in het Markermeer voorkomt is een groot deel voor duikeenden bereikbaar; een voorwaarde voor een goede relatie. De relatie tussen mosselen en doorzicht in het IJssel- en Markermeer bleek eerder uit modelonderzoek (Lammens 1998, 1999) en kwam ook naar voren door de opvallende toename in het doorzicht in de zuidelijke randmeren toen daar de mosseldichtheid sterk verhoogd werd (Portielje *et al.* 2001). Zowel het verloop van het aantal benthivore watervogels en de abrupte verandering in het aantalsverloop over het seizoen in 1992/93 als dat van het doorzicht suggereren dat er in de kom van het Markermeer geen geleidelijke afname van de mosselen heeft plaatsgevonden, maar een zeer snelle afname in het begin van de jaren negentig, waarna de waarden consequent laag bleven. De gegevens uit het IJmeer suggereren echter een meer geleidelijke afname voor de zuidelijke deelpopulatie.

In de rest van het Markermeer lijkt de reconstructie niet helemaal in de pas te lopen met de meetgegevens: de kartering van 1993 laat aanzienlijk minder afname t.o.v. 1981 zien dan op grond van het doorzicht en de aantallen Kuifeenden is geschat (figuur 6.1). Het feit dat de afname tussen 1981 en 1993 vrijwel geheel in de Hoornsche Hop heeft plaatsgevonden maakt dit begrijpelijk: vanwege de geringe diepte (<3.5m, zie figuur 5.1) was de Hoornsche Hop voor de eenden als foerageergebied interessanter dan het centrale deel van het meer (3.5-4.5m). Deze afname had al wel effect op het windgecorrigeerde doorzicht op locatie Markermeer-Midden (figuur 5.9), dat vanaf 1992 verlaagd was. De verdere afname in Markermeer-Midden lijkt op grond van de combinatie tussen eenden en doorzicht in de windrijke winter van 1993/94 te hebben plaatsgevonden (figuur 6.2). De afname die tussen 1981 en 2000 is gemeten, heeft waarschijnlijk nagenoeg geheel in de eerste helft van de jaren negentig plaatsgevonden, geconcentreerd in de periode 1992-94. De reconstructie voor het IJmeer, dat in zijn geheel ondieper is dan 3.5 meter, komt overeen met de resultaten van de drie karteringen. Hier heeft een veel geleidelijker afname plaatsgevonden (figuur 6.1, 6.2).

**Figuur 6.1**

Totale biovolumes van Driehoeksmosselen zoals gemeten bij de karteringen van 1981 (gecorrigeerd volgens de overweging in par. 3.1), 1993 en 2000, vergeleken met het aantalverloop van de Kuifeend in de maanden november-april. a) Markermeer-Midden en Hoornsche Hop, en het totale volume op diepten van minder dan 3.5 meter (inclusief Hoornsche Hop, exclusief IJmeer). b) IJmeer. De aantallen eenden zijn geïndexeerd voor de beste fit met de gemeten volumes



## 6.2 Aanloop van de crash: slibdynamiek en oligotrofiëring

Twee factoren hebben een rol gespeeld in de aanloop naar de crash in de eerste helft van de jaren negentig: de veranderingen in de opbouw en de ruimtelijke verdeling van slib en het proces van oligotrofiëring.

### Verslibbing

De meest voor de hand liggende oorzaak van de afname van de mosselen leek tot nu toe een voortgaande "verslibbing" van de bodem van het Markermeer. Dit werd bevestigd door een verband tussen de afname en het slibgehalte in de bodem en door een toename van de hoeveelheid zwevend stof in de wintermaanden. Er is echter sinds de bouw van de Houtribdijk weinig aanvoer van slib meer naar het Markermeer. De aanvoer van water naar het Markermeer bestaat (afgezien van de neerslag) in de zomer vooral uit IJsselmeerwater dat i.v.m. zoutbestrijding sinds 1977 door de Krabbersgat- en Houtribsluizen in het Markermeer gelaten wordt, en dat grotendeels via Schellingwoude naar het Noordzeekanaal wordt afgevoerd. In de winter is het Gooimeer de grootste aanvoerpost en vindt de meeste afvoer via de Houtribsluizen plaats (zie bijv. RDIJ 2001). Al het aangevoerde water is armer aan slib dan het Markermeerwater, zodat de balans wellicht zelfs negatief is.

---

Het effect van het sediment op de mosselen zou dus eerder moeten liggen in een verplaatsing van het aanwezige slib of een wijziging in de samenstelling ervan, bijvoorbeeld in de vorming van een semi-vloeibare toplaag die de mosselen belemmert effectief algen te filteren. Dit zou dan samen moeten gaan met een toename van de hoeveelheid zwevend stof. Die is inderdaad geconstateerd, maar voornamelijk in de maanden januari-maart, en hij gaat niet duidelijk vooraf aan de afname van de mosselen. Bij afname door verandering van de bodemsamenstelling zou bovendien een geleidelijke afname van de mosselpopulatie verwacht mogen worden, terwijl doorzicht en Kuifeenden een sterk geconcentreerde afname in het begin van de jaren negentig suggereren. Verplaatsing van slib naar het oosten verklaart het verdwijnen van de oostelijke deelpopulatie (figuur 3.5) in de jaren zeventig, maar zou verder juist verbetering van de condities in het westen kunnen betekenen.

Wel zijn overigens in het begin van de jaren negentig beperkte veranderingen in de waterbalans van het Markermeer opgetreden, zoals een toename van de aanvoer vanuit het Gooimeer door de start van doorspoeling van het Wolderwijd in 1990 (Noordhuis 1997) en doordat Flevoland sinds 1993 minder water naar het Markermeer maalt en meer naar het IJsselmeer. Dit zal weinig effect hebben gehad op de slibhuishouding van het meer, maar heeft wel tot gevolg gehad dat het zoutgehalte daalde van ca. 200 mg/l naar ca. 160 mg/l (D. van Hoorn). Gezien de situatie in andere wateren (randmeren) zou ook dit echter voor de mosselen geen probleem moeten zijn.

#### **Voedselschaarste**

Toen na de aanleg van de Houtribdijk de aanvoer van nutriënten naar het Markermeer vrijwel stagneerde, daalden de nutriëntgehalten in het water. In het midden van de jaren tachtig trad een lichte stijging op, maar daarna daalden ze opnieuw, totdat omstreeks 1989 recordlaagtes werden bereikt (figuur 4.13). Zeer lage orthofosfaatgehalten en de hoge doorzichtwaarden die bij beperkte windsnelheden werden gemeten, wijzen op fosfor-gelimeerde algengroei. Deze situatie herinnert aan de omstandigheden die in de tweede helft van de jaren negentig in de Veluwerandmeren optraden. Daar gingen ze samen met toenemende mosseldichtheden, en ook in het Markermeer suggereren hoge aantallen benthivore eenden in deze periode een relatief goede mosselstand, ondanks de lage algenconcentraties. In de periode 1992-95 was nog steeds sprake van lage chlorofylgehalten en periodieke uitputting van de voorraad orthofosfaat, nu echter in combinatie met hoge zwevend slib gehalten vanwege de hoge windsnelheden in de drie winters in deze periode. De combinatie tussen lage concentraties algen en de grote hoeveelheid bijgemengd zwevend slib, kan hebben bijgedragen aan de abrupte afname van de mosselpopulatie. In het IJmeer zijn zwevend stof gehalten aanzienlijk lager en de bovengenoemde combinatie treedt daar dus minder snel op. De fosforgehalten zijn hier echter geleidelijker gedaald en die daling is in beduidend mindere mate onderbroken geweest dan in de kom van het Markermeer (figuur 4.13), waardoor de gehalten in het IJmeer nu duidelijk lager zijn. Hoewel dit niet duidelijk is terug te vinden in de mate van orthofosfaat uitputting (figuur 4.16), chlorofyl of zwevend stof gehalten, is het doorzicht afgenomen, en wel meer geleidelijk dan in de kom van het Markermeer. Hetzelfde geldt voor het aantal Kuifeenden, dat in het IJmeer evenmin de abrupte wijziging van het seizoenspatroon van de rest van het Markermeer laat zien (figuur 4.4).

---

## 6.3 De Crash

### Winter 1992/93

De beste indruk van het verloop van de mosseldichtheden wordt verkregen door aantallen Kuifeenden en het doorzicht met elkaar te verbinden (figuur 6.2). Met behulp van het aantal Kuifeenden in de maanden november-april (de periode waarin vrijwel alleen mosselen worden gegeten) kan per jaar een schatting worden gemaakt van de dichtheid van de mosselen. Als deze dichtheden worden uitgezet tegen het gemiddeld zomerdoorzicht, ontstaat een significante, positieve relatie, die nog sterker wordt als het doorzicht wordt gecorrigeerd voor de windsnelheid en als winters met ijs, wanneer de eenden niet bij de mosselen kunnen, worden weggelaten (winters 1985, 1987, 1996, 1997).

Als de waarden voor de opeenvolgende jaren door lijnen worden verbonden, dan blijkt dat ze in feite in twee clusters uiteenvallen: hoge waarden van beide parameters in 1982-1991 en lage waarden in 1992-2001. Dit suggereert dat de afname van de mosselen zich sterk heeft geconcentreerd in een korte periode rond 1992. Het gemiddelde doorzicht in 1992 is laag door lage waarden in mei en vooral juni, toen het doorzicht ook ten opzichte van de windsnelheid zeer beperkt was. Daarna trad echter herstel op. Het voor 1992 berekende biovolume is laag doordat de Kuifeenden in de winter van 1992/93 vroegtijdig verdwenen, waardoor deze winter als focus voor de afname naar voren komt. In dit seizoen blijkt een uitzonderlijke combinatie van voor de mosselen ongunstige factoren te zijn opgetreden:

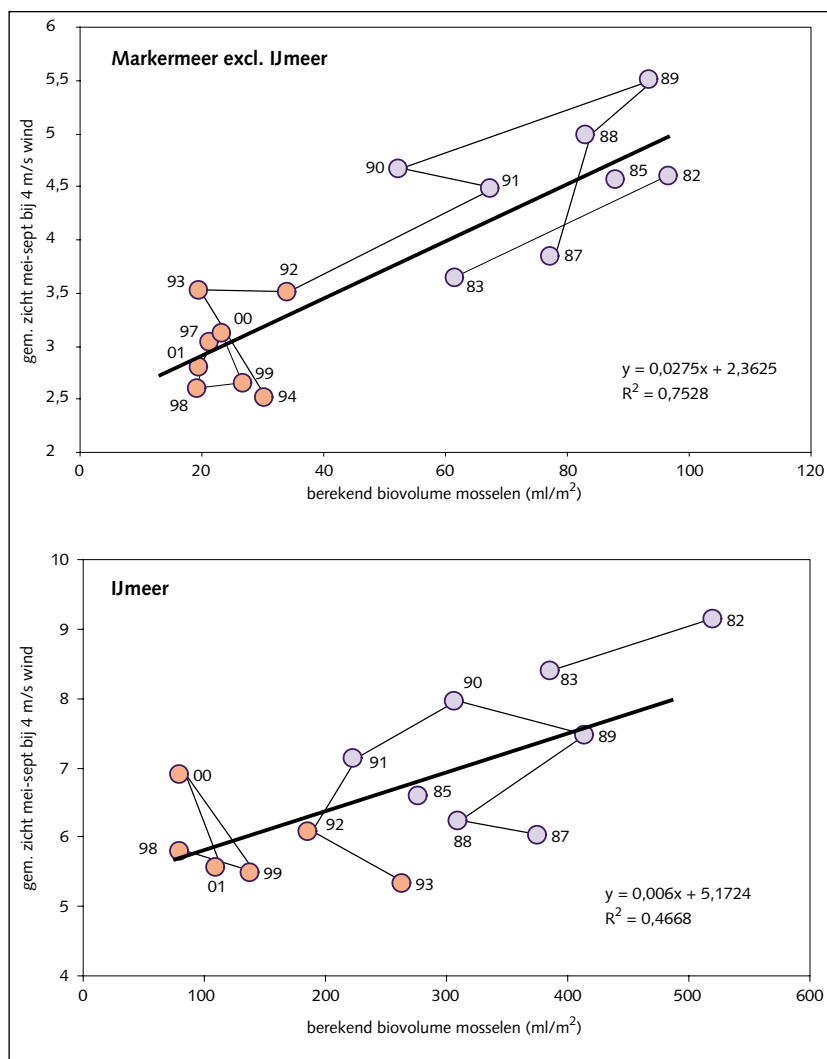
1. Ongewoon sterke recruitering van diverse vissoorten, waardoor de predatie op mossellarven in de nazomer van 1992 verhoogd kan zijn geweest.
2. Verhoogde aantallen Kuifeenden in het begin van het winterseizoen, waardoor, hoewel de eenden in die periode nog maar weinig mosselen eten, de start van het vogelpredatiesezoen versterkt kan zijn geweest.
3. Het uitwijken van grote aantallen Toppereenden van het IJsselmeer naar het Markermeer in december-februari, waardoor de vogelpredatie waarschijnlijk aanzienlijk versterkt is geweest.
4. Hoge watertemperaturen waardoor de activiteit en de energiebehoefte van de mosselen waarschijnlijk hoger is geweest dan in andere winters.
5. Uitzonderlijk lage chlorofylgehalten, zodat in die energiebehoefte nauwelijks kon worden voorzien.
6. Hoge windsnelheden en hoge gehalten aan zwevend slib, zodat de mosselen het weinige voedsel tussen grote hoeveelheden slib uit moesten filteren, terwijl mogelijk mechanische effecten van harde wind, zoals uitspoeling of versterkte afdekking van de mosselen met sediment een rol heeft gespeeld.

In de winter van 1992/93 waren de chlorofylgehalten extreem laag van september t/m april. Dit betekent dat de voedselsituatie al in het najaar van 1992 verslechterde en dat herstelmogelijkheden in het voorjaar van 1993 pas laat op gang kwamen. Op drie van de vier locaties waarvan voor 1993 lengteverdelingen beschikbaar zijn, bleek de voorjaarsbroedval te zijn uitgebleven. Dat kan zijn veroorzaakt doordat mosselen in noodsituaties hun gonaden weer "opeten".

Een reconstructie van de situatie in het IJmeer (figuur 6.1, 6.2b) bevestigt dat hier de mosselpopulatie weliswaar eveneens flink is uitgedund, maar dat geen abrupte verandering en dus geen "crash" is opgetreden. De chlorofylgehalten waren hier in 1992/93 hoger bij lagere zwevend stofgehalten, terwijl van verhoogde vogelpredatie nauwelijks sprake was.

**Figuur 6.2**

Biovolume van Driehoeksmosselen in het Markermeer en het IJmeer, berekend met behulp van het aantal Kuifeenden in november-april (exclusief ijsjaren), uitgezet tegen het gemiddeld doorzicht van het voorafgaande zomerhalfjaar (mei t/m sept), gecorrigeerd voor windsnelheid. Achtereenvolgende jaren zijn door lijnen verbonden: blauw = 1982 t/m 1991, rood = 1992 t/m 2001



#### Verdere afname 1993/94

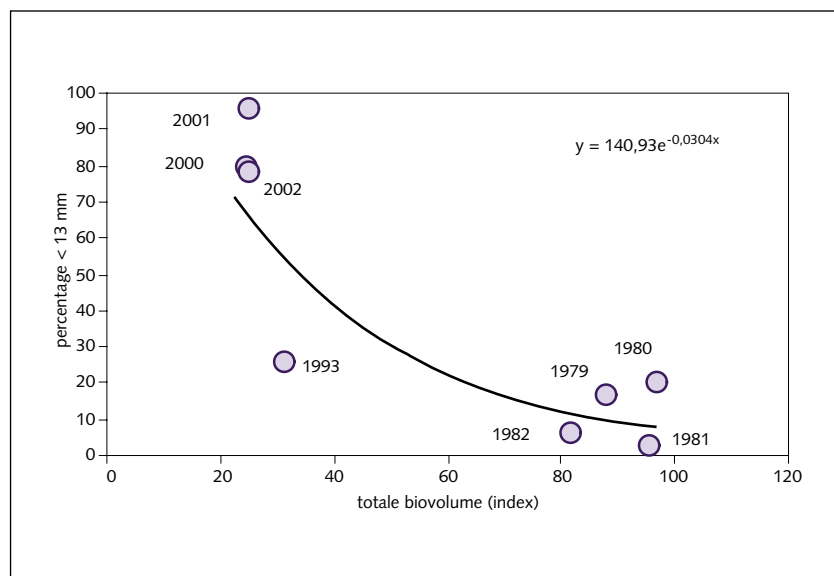
De verschillen in gemiddelde biovolumes die uit de mosselkarteringen naar voren kwamen, lijken op het eerste gezicht niet helemaal overeen te komen met de timing van de hierboven beschreven "crash". Een dergelijke gang van zaken zou een sterke afname tussen 1981 en 1993 doen verwachten en een geringer verschil tussen 1993 en 2000. De vergelijking tussen 1981 en 1993 wordt echter sterk bemoeilijkt door het verschil in methoden, en is bijzonder gevoelig voor de keuze van het biovolume dat hoort bij de niet kwantitatieve categoriën die zijn gebruikt bij de kartering van 1981. Er zijn argumenten om aan te nemen dat de volumes in 1981 ca. 15-20% hoger zijn geweest dan de in tabel 3.1 weergegeven waarden (zie discussie par. 3.1). Gezien de verspreiding van de mosselen in 1993 is duidelijk dat de "crash" van 1992/93 vooral betrekking heeft gehad op de mosselen in de Hoornsche Hop en omgeving, mogelijk met een inleiding in 1990/91 (en 1991/92). Door gebruik van de kuifeend-aantallen in combinatie met de relatief geringe diepte waarop de mosselen in de Hoornsche Hop voorkomen, is het effect van 1992/93 in de reconstructie ook enigszins overschat. De afname tussen 1993 en 2001, die neerkomt op een drastische afname van het centrale deel van de populatie, moet zich volgens de aantallen Kuifeenden en het doorzicht hebben geconcentreerd in de (twee) volgende winter(s), die opnieuw rijk aan wind was (waren) en waarin opnieuw sterk verhoogde aantallen Toppereenden in het Markermeer geteld werden, hoewel minder extreem dan in 1992/93. Mogelijk was de

populatie door het grote aandeel zeer kleine mosselen (late broedval) ook relatief gevoelig.

#### 6.4 Situatie na de crash

De aantallen Kuifeenden en het doorzicht zijn vanaf 1994 laag gebleven. Blijkbaar heeft de mosselpopulatie zich niet kunnen herstellen, ondanks de gestaag toegenomen chlorofylgehalten. Mogelijk is de samenstelling van het fytoplankton veranderd in het nadeel van de mosselen. Een verdere studie van de samenstelling van het fytoplankton is nodig om te achterhalen of de voedselsituatie verslechterd is. Waarschijnlijker is echter dat het vooral in de wintermaanden (m.n. januari-maart) toegenomen zwevend slib een negatieve invloed heeft op de winteroverleving van de mosselen. De toename van zwevend slib en de afname van het doorzicht in de zomermaanden, ongetwijfeld in verband met de verminderde filtratie door de mosselpopulatie, is niettemin beperkt in vergelijking met de veranderingen in de wintermaanden. Toch is in de winter de filtratie activiteit zeer beperkt. Uit de veldbemonsteringen van 2001 en 2002 blijkt dat er voldoende broedval is geweest (zie o.a. figuur 6.3), en het is mogelijk dat door deze jaarlijkse populatie-opbouw de relatieve verschillen in filtratiecapaciteit in de zomer kleiner zijn dan in de winter. De juist grotere verschillen in zwevend stof in de winter kunnen dan worden verklaard doordat na de crash ook de fysieke afdekking van het sediment door de mosselen is gehalveerd, waardoor dat sediment wellicht veel gevoeliger is voor opwerveling door de wind. De toename van de anorganische fractie van het zwevend stof in de wintermaanden (figuur 5.14) ondersteunt dat, evenals het feit dat in het midden van het meer de toename van zwevend stof alleen duidelijk wordt als de wind uit de richting van de mosselpopulatie waait (figuur 5.15). Toename van opwerveling betekent vervolgens een toename van de kans dat de overgebleven mosselen worden bedolven onder hersedimerend slib als de wind gaat liggen. Afdekking met en verstikking in sediment kunnen dus na de crash aanzienlijk meer sterfte veroorzaakt hebben dan voordien. De waarneming dat enerzijds voldoende broedval plaatsvindt (veldwaarnemingen 2001; Noordhuis & van Schie 2001 en 2002, zie hoofdstuk 3.2), terwijl anderzijds de populatie grotendeels lijkt te bestaan uit mosselen afkomstig uit broedval in hetzelfde jaar (figuur 6.3),

**Figuur 6.3**  
Relatie tussen het totale biovolume van de mosselpopulatie in het Markermeer (uitgedrukt als index, berekend uit het gemiddeld zomerdoorzicht en de aantallen Kuifeenden in november-april, zie figuur 6.2) en het aandeel van dat biovolume dat wordt gevormd door mosselen kleiner dan 13 mm (broed) volgens de beschikbare monstergegevens





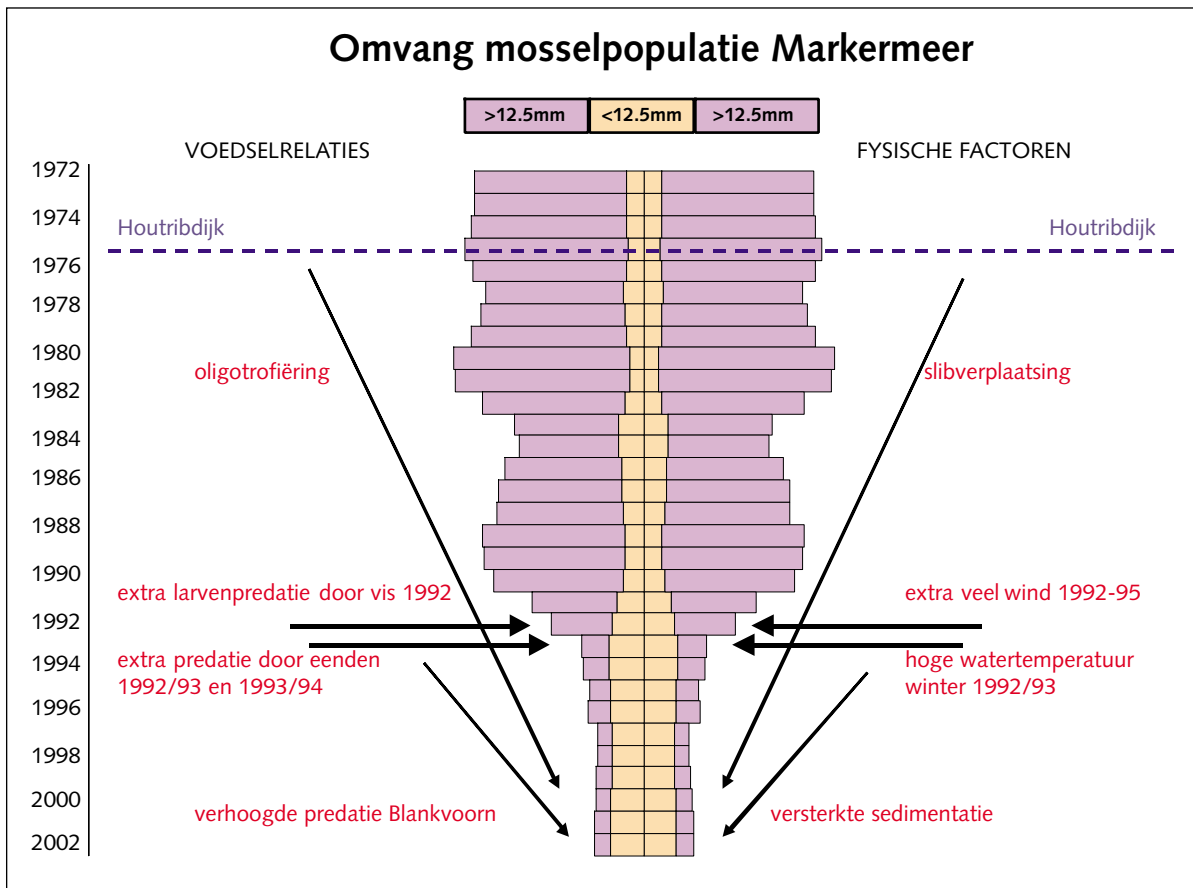
---

doet vermoeden dat het uitblijven van herstel te maken heeft met een sterk verlaagde winteroverleving van de mosselen. Dit zou ook de verklaring kunnen zijn voor het feit dat in het IJmeer, waar geen crash heeft plaatsgevonden, de populatie toch geleidelijk is afgenomen.

Figuur 6.4 geeft een reconstructie van het verloop van de omvang van de mosselpopulatie en een samenvatting van de factoren die daarbij waarschijnlijk een rol hebben gespeeld. Daarbij komt de populatie naar voren als erfenis van de periode van vóór de aanleg van de Houtribdijk, die zichzelf ondanks voortgaande slibverplaatsing en oligotrofiëring nog bijna twintig jaar in stand heeft weten te houden. Begin jaren negentig lukte dit niet meer als gevolg van een samenloop van ongunstige omstandigheden. In plaats van geheel in te storten lijkt de populatie vervolgens naar een nieuwe evenwichtssituatie te zijn gegroeid, waarin het biovolume voor zo'n 80% door broed wordt gevormd. Volgens de uit de lengteverdelingen (figuur 3.6) berekende waarden moet de hoeveelheid broed in absolute zin zelfs zijn toegenomen. Zoals hierboven ook al werd geconstateerd is er blijkbaar elk jaar voldoende larvenproductie en waarschijnlijk is in eerste instantie de hoeveelheid beschikbaar substraat beperkend voor de populatie, en niet het voedsel. Elk jaar bouwt zich dus een populatie op die voornamelijk uit jonge dieren bestaat, maar die niet doorgroeit tot het oude niveau. Door hun kleiner formaat is de voedselbehoefte van de jonge mosselen kleiner en mogelijk is het buiten houden van ongewenste slibdeeltjes makkelijker met een klein filterapparaat. Dat dit tijdens het groeiproces geleidelijk moeilijker wordt blijkt uit de afnemende conditie, weergegeven in figuren 3.8 en 3.9. Vervolgens vindt waarschijnlijk al in de herfst grote sterfte plaats.

**Figuur 6.4**

Model van de veranderingen in de omvang van de mosselpopulatie in het Markermeer sinds 1972 (index berekend uit gemiddelde doorzichten van mei-september en de gemiddelde aantallen Kuifeenden van november-april daaropvolgend, gemiddeld over drie opeenvolgende jaren), het aandeel van het biovolume dat door mosselbroed gevormd is (volgens de formule die is weergegeven in figuur 6.2) en de factoren die, langdurig of kortstondig, de populatie-omvang waarschijnlijk hebben beïnvloed



#### Gevolgen voor slibdynamiek, doorzicht, nutriënten en algen

Het lijkt er dus op dat door een korte periode van ongunstige omstandigheden een min of meer permanente verlaging van de mosseldichtheid is opgetreden en daarmee ook van de filtratiecapaciteit. Figuur 6.2 benadert via de aantallen Kuifeenden de sterke invloed van filtratie door mosselen op het doorzicht in de zomermaanden (zie ook Lammens 1998, 1999). De halvering van de filtratiecapaciteit van de populatie lijkt dan ook een plausibele verklaring voor het toegenomen zwevend stof en afgenomen doorzicht in de zomermaanden. Op locatie Noordoost/Lelystad, waar nauwelijks mosselen voorkomen, is de hoeveelheid zwevend stof in de zomermaanden, wanneer de westenwinden relatief zwak zijn, inderdaad gelijk gebleven.

Ondanks de zeer geringe filtratie activiteit in de wintermaanden zijn in die periode echter nog grotere toenames van de zwevend stof gehalten opgetreden, ook in het oosten van het meer en in het IJmeer. De gelijktijdige stijging van de anorganische fractie suggereert dat dit op z'n minst gedeeltelijk wordt veroorzaakt doordat tegenwoordig bij dezelfde windsnelheid meer slib wordt opgewerveld. De sterk verminderde afdekking van het sediment en ruwheid van de bodem door de mosselcrash kan hierbij een rol spelen. In principe zou dat ook in de zomermaanden moeten gebeuren, maar door de jaarlijkse populatie-opbouw na de broedval is de afname in populatie-omvang waarschijnlijk kleiner dan in de winter. Waarschijnlijk wordt het effect bovendien gedempt door filtratie en door activiteit of

---

aanwezigheid van andere bodemorganismen zoals benthische algen. Verminderde afdekking van de bodem door de mosselen zou niet alleen plaatselijke toename van resuspensie tot gevolg hebben, maar ook een toename van het lateraal transport van slib. De crash zou dus een versnelling van de oostwaartse verplaatsing van slib kunnen hebben veroorzaakt. Mogelijk is dat de reden dat de toename van zwevend slib 's winters in het oosten, ondanks de afwezigheid van mosselen, nog groter is dan in het westen (figuur 5.13). Ook de toename van zwevend stof in het IJmeer zou zo het gevolg kunnen zijn van laterale verplaatsingen van slib vanuit het noorden. Terwijl een crash in het IJmeer is uitgebleven in overeenstemming met een aanzienlijk minder desastreuze combinatie van factoren in 1992/93 is het mogelijk dat door de toename van zwevend stof in de jaren daarna de omstandigheden voor de mosselen geleidelijk zijn verslechterd. De geleidelijke afname van de zuidelijke mosselpopulatie zou dan het gevolg zijn van een combinatie tussen lokale oligotrofiëring en de crash van de noordelijke deelpopulatie.

Omdat de totaal fosfor concentratie is gerelateerd aan het zwevend stof gehalte, moet een versterkte circulatie van bodemmateriaal ook effect hebben gehad op de fosforhuishouding. Dit verklaart de verhoging van de fosforgehalten, het min of meer uitblijven van fosforlimitatie vanaf 1994 en het toegenomen chlorofylgehalte in de wintermaanden.

De hoeveelheid algen wordt beïnvloed door resuspensie en sedimentatie (zie ook Van Duin 1992) en de chlorofylgehalten nemen toe met het zwevend slib gehalte (en dus ook met de windsnelheid; figuur 5.16). Limitatie van fytoplanktongroei door lichtgebrek is voor het Markermeer vaak gesuggereerd (hoewel dit met modellen niet duidelijk kon worden aangetoond; Van Duin 1992), maar treedt waarschijnlijk alleen in de winter op (zie ook Lammens 1999). Toch zijn na de afname van de mosseldichtheid de chlorofylgehalten juist bij hoge zwevend stof gehalten toegenomen. Dit suggereert dat nutriëntlimitatie en filtratie door mosselen belangrijker zijn geweest dan lichtgebrek als limiterende factor. Mosselen filteren echter minder intensief bij hoge zwevend stof gehalten. Gehalten van meer dan 150 mg zwevend stof per liter, die gepaard gaan met de sterkste toename van chlorofylgehalten, komen bovendien alleen in de wintermaanden voor, als de filtratie activiteit van de mosselen minimaal is. Lichtlimitatie lijkt in de wintermaanden nog steeds voor te komen, maar bij twee keer zo hoge chlorofylgehalten. Mogelijk hangt dit samen met een verschuiving van groenalgen naar blauwalgen, die in het algemeen een lagere lichtbehoefte hebben. Dit zou zo mogelijk nog moeten worden onderzocht door analyse van de gegevens over algensamenstelling.

#### **Gevolgen voor overige biota**

De crash van de mosselpopulatie en de daaropvolgende verhoging van de hoeveelheid zwevend slib hebben in potentie grote gevolgen voor het voedselweb van het Markermeer. De mogelijke gevolgen zijn onder meer:

1. Afname van benthivore watervogels.
2. Afname mosseletende vis (Blankvoorn).
3. Afname overige benthos die is geassocieerd met mosselbanken (diverse muggenlarven, vlokreeften en slijkgarnalen, slakken als *Bithynia* en bloedzuigers).
4. Toename benthos van kale bodems (muggenlarven als *Chironomus*, wormen, erwtenmosselen; zie Noordhuis 2000).
5. Afname waterplanten door slechter doorzicht.
6. Afname herbivoren door verdwijnen planten.
7. Afname viseters door slechtere vangbaarheid vis (doorzicht).
8. Verschuiving van groen- naar blauwalgen en kans op bloei en drijfalg.

---

In het algemeen leidt dit tot vermindering van de biodiversiteit en een verarming van de natuurwaarden van het Markermeer. Niet alle bovengenoemde reacties zijn werkelijk aangetoond, en m.b.t. de mosseletende vis is juist een toename van grote Blankvoorn geconstateerd (figuur 4.6). De reacties van de benthos en de samenstelling van het fytoplankton zijn nog niet bestudeerd. De waterplanten namen in de eerste helft van de jaren negentig aanvankelijk toe, maar in de tweede helft van dit decennium namen ze weer af in relatie met verslechterd doorzicht in het voorjaar (Noordhuis 2000). Het meest drastisch is natuurlijk de in dit rapport gebruikte reactie van de benthivore eenden in de wintermaanden. De toename van het aantal Kuifeenden in de zomermaanden (figuur 4.3) zou kunnen wijzen op een toename van ander benthische macrofauna zoals erwtenmosselen, die in de ruitijd gegeten worden, of zelfs op een toename. Ook bij de viseters is echter waarschijnlijk sprake van sterke beïnvloeding door de mosselcrash. De Aalscholvers van de Oostvaardersplassen hadden in 1993 een zeer slecht broedsucces, en in het jaar daarna halveerde de omvang van de kolonie, terwijl ook in de Lepelaarplassen en in het Naardermeer de aantallen broedparen afnamen. Hoewel daarna enig herstel optrad werd de oude sterkte niet meer bereikt, terwijl ondertussen een sterke groei optrad in de nieuwe kolonie bij De Ven langs de IJsselmeerkust bij Andijk (Van Rijn & Van Eerden 2003). Het ligt voor de hand het slechte broedsucces in de Oostvaardersplassen en de verplaatsing van een groot deel van de populatie naar het IJsselmeer te verbinden aan het afgenomen doorzicht in het Markermeer. Via veranderingen in de predatiedruk kan dit vervolgens verschuivingen in de samenstelling van het visbestand tot gevolg hebben, zowel in het Markermeer als in het IJsselmeer.

### 6.5 Kansen op herstel

Door de lage chlorofylgehalten en de hoge zwevend slibgehalten is de voedselsituatie in het Markermeer ook buiten eventuele stormwinters ongunstig. Doordat de verhouding tussen kosten en baten van filtratie ongunstiger ligt dan in de omringende meren, is de groei trager en de conditie en overleving in het algemeen waarschijnlijk relatief slecht. Mogelijk is het laagste zwevend stof gehalte waarbij het nog rendabel is om te filteren hoger dan in het IJsselmeer, in verband met het hoge aandeel van de anorganische fractie. De mosselen in het Markermeer zijn daardoor gevoeliger voor calamiteiten zoals die in de winter van 1992/93.

De huidige situatie is ontstaan door een crash als gevolg van het samenvallen van extreme weersomstandigheden en een tijdelijk verhoogde predatiedruk, tegen een achtergrond van geleidelijk verslechterende omstandigheden door verslibbing en (vooral) oligotrofiering. Door het beperken van resuspensie via filtratie en bodembedekking hebben de mosselen hun eigen voorwaarden voor overleving tot de crash kunnen behartigen, maar door de voortgeschreden oligotrofiering en de toegenomen slibgehalten na de crash is de ineenstorting van de populatie zonder speciale maatregelen niet zomaar omkeerbaar. Hoewel de biomassa van Blankvoorn, die na de sterke recrutering in 1992 is toegenomen, ook een factor is die herstel van de mosselpopulatie bemoeilijkt, is de toegenomen wintersterfte wellicht van groter belang.

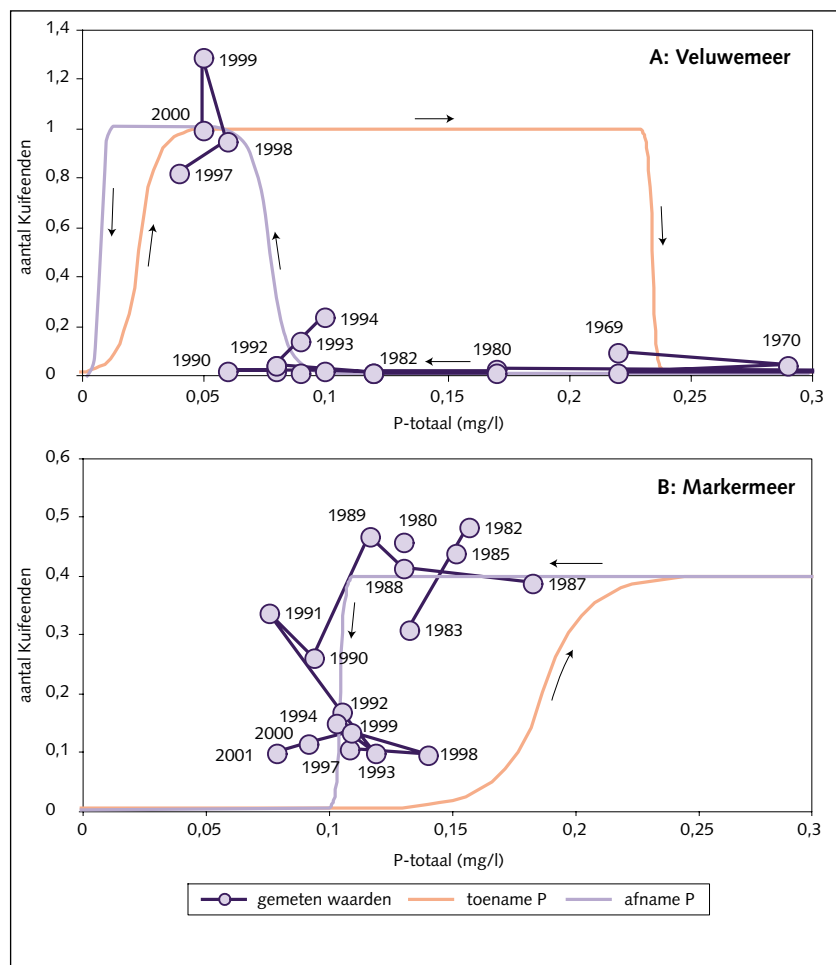
Deze gang van zaken is vergelijkbaar met de handhaving van het heldere ecosysteem in de randmeren bij hoge nutriëntgehalten en het definitieve karakter van de uiteindelijke ineenstorting rond 1970 zonder drastische maatregelen (o.a. Scheffer 1989, Scheffer *et al.* 1993, zie ook Noordhuis 1997). In dit systeem is de mosselpopulatie eind jaren zestig ingestort als

gevolg van eutrofiëring, mogelijk door zuurstoftekort of de afzetting van grote hoeveelheden dood organisch materiaal op de mosselen vanuit de waterkolom. De oorspronkelijke situatie keerde pas terug in het midden van de jaren negentig, na een reductie van de hoeveelheid nutriënten tot veel lagere waarden dan die waarbij de mosselpopulatie was verdwenen. Dit "hysterese-traject" ontstond doordat de troebele situatie ondanks dalende nutriëntgehalten werd gestabiliseerd, bijv. door de aanwezigheid van grote, bodemwoelende Brasem (zie ook Meijer *et al.* 1999). Als in het Veluwemeer de concentraties nutriënten nog verder worden teruggebracht, kan tenslotte in theorie voedseltekort voor de mosselen ontstaan, waardoor de populatie weer verdwijnt.

In het Markermeer is door de grote hoeveelheid zwevend slib de fytoplanktongroei al bij veel lagere nutriëntgehalten lichtbeperkt, en ook de hoge dynamiek is waarschijnlijk ongunstig voor de ontwikkeling van fytoplankton. Daardoor is het risico dat de mosselpopulatie ten onder gaat aan eutrofiëring veel geringer. Aan de andere kant vindt voedselbeperking al bij veel hogere nutriëntgehalten plaats, doordat de mosselen extra energie nodig hebben om het slib tussen de algen uit te werken. Op deze manier is de mosselpopulatie, grotendeels door nutriëntbeperking, ingestort bij fosforgehalten die hoger zijn dan de waarden waarbij de mosselpopulatie in het Veluwemeer tegenwoordig goed functioneert (figuur 6.5).

**Figuur 6.5**

Theoretisch verloop van de omvang van de mosselpopulatie bij veranderingen in de hoeveelheid nutriënten, ingevuld met het werkelijke verloop van het aantal Kuifeenden in de wintermaanden (november-april). a) Veluwemeer: de mosselen (en de Kuifeenden) zijn eind jaren zestig verdwenen toen sterke algenbloei was ontstaan nadat de fosforgehalten waren gestegen tot waarden hoger dan ongeveer 0.25 mg/l. De gehalten moesten worden verlaagd tot 0.1 mg/l voordat, 25 jaar later, de mosselen terugkwamen. Bij de huidige gehalten van ca. 0.05 mg/l floreert de populatie. b) Markermeer: de mosselen verdwenen door voedselgebrek toen de fosforgehalten waren gedaald tot ca. 0.1 mg/l, dezelfde gehalten waarbij de mosselen in het Veluwemeer (bij veel lagere zwevend slib gehalten) juist terugkwamen. Terugkeer van de mosselen vergt hogere P-gehalten, omdat door het verdwijnen van de mosselen de slibgehalten nog verder zijn gestegen

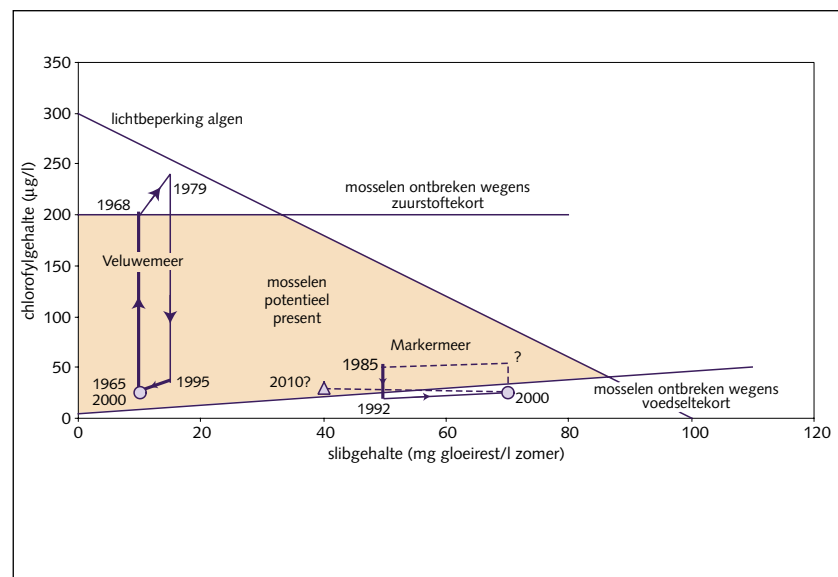


Zoals eerder gesteld is de hoeveelheid larven en de broedval van de mosselen geen bottleneck. Herstel van de mosselpopulatie van het Markermeer zou dus mogelijk moeten zijn bij een verbetering van de verhouding tussen slib en algen (figuur 6.6). In principe zou bij extreme weersomstandigheden van tegengestelde aard, bijv. een (reeks van) bijzonder windarme winter(s), een natuurlijk herstel kunnen optreden. Dat zulk herstel na tien jaar nog niet is opgetreden, geeft aan dat de kans hierop beperkt is. Voorspellingen over de effecten van klimaatveranderingen zijn nog onderwerp van discussie, maar het lijkt erop dat de kans op extreme weersomstandigheden toeneemt, terwijl de ook wel voorspelde verhoging van de Noord-Atlantische Index gepaard gaat met meer wind. Omdat het ecosysteem van het Markermeer ook in de toestand van vóór 1992 zeer gevoelig is voor calamiteiten (m.n. verhoogde windactiviteit), is het bij de huidige sediment-samenstelling en morfologie van het meer bovendien onwaarschijnlijk dat een eventueel herstel zal resulteren in een op de langere duur stabiele mosselpopulatie.

Kunstmatige ingrepen in de slib/algenverhouding zouden de kansen op herstel aanmerkelijk kunnen verhogen. Dat kan door een verhoging van de nutriëntgehalten, maar vooral door verlaging van de slibgehalten. De eerste optie, het verhogen van de voedselrijkdom van het Markermeer, is minder kansrijk vanwege de kans op groeibeperking van de algen door lichtgebrek of te veel dynamiek. Ook zou de benodigde toename relatief groot zijn doordat na de mosselcrash het zwevend slibgehalte, en dus ook de energiebehoefte van de mosselen, is toegenomen. Reductie van de hoeveelheid slib is dus de beste optie. Omdat met de afname van de hoeveelheid zwevend slib de kans op lichtbeperking afneemt, zou dit automatisch een beperkte toename van het gemiddelde chlorofylgehalte kunnen betekenen. Na een dergelijke maatregel zou bijv. een seizoen met gunstige weersomstandigheden kunnen resulteren in een permanent herstel.

**Figuur 6.6**

Weergave van de mogelijkheden voor een levensvatbare mosselpopulatie in relatie tot zwevend slibgehalten en chlorofyl, en de posities van het populatieverloop in het Veluwemeer en het Markermeer daarin. De beide vierhoeken geven de veranderende posities met de hysteresis-trajecten (breedte van de vierhoeken) voor de beide meren aan: dikke lijnen = mosselen aanwezig, dunne lijnen = mosselen afwezig, stip = huidige situatie. In beide gevallen is het verdwijnen van de populatie verbonden met veranderingen in nutriëntgehalten; in het Veluwemeer extreme toename, in het Markermeer afname. Na verdwijnen van de mosselen nemen slib en chlorofyl enigszins toe. In het Veluwemeer kwam het herstel na drastisch nutriëntafname. In het Markermeer levert toename van nutriënten waarschijnlijk weinig resultaat op vanwege de verhoogde slibgehalten en de kans op lichtbeperking van de algengroei. Slibreductie biedt dus aanzienlijk meer kans op herstel van de mosselpopulatie. Daarbij neemt het gemiddelde chlorofylgehalte mogelijk vanzelf iets toe door reductie van de kans op lichtbeperking



---

## 7 Eindconclusies

---

Door de combinatie van lage chlorofyl/algenconcentraties en hoge zwevend slib gehalten is de voedselsituatie voor Driehoeksmosselen in het Markermeer in het algemeen ongunstig. Dit uit zich in trage groei, een slechte conditie en gevoeligheid voor externe storingen door bijv. ongunstige weersomstandigheden.

Na een periode van dalende nutriëntgehalten begon eind jaren tachtig geregeld nutriëntlimitatie van de algengroei op te treden. In de winters 1992/93, 1993/94 en 1994/95 gingen lage algenconcentraties samen met hoge gehalten van zwevend slib als gevolg van een hoge frequentie van stormperiodes. In de winter van 1992/93 waren tenslotte niet alleen de chlorofylgehalten langdurig uitzonderlijk laag, maar was ook sprake van verhoogde activiteit van de mosselen door hoge watertemperaturen en van verhoogde predatiedruk door vis en vogels. Door deze samenloop van omstandigheden is de mosselpopulatie in het Markermeer tussen 1992 en 1995 met ongeveer twee derde afgenomen. In het IJmeer is sprake geweest van een meer geleidelijke, maar uiteindelijk ongeveer even sterke afname.

In de jaren na 1995 heeft de populatie zich ook in de kom van het Markermeer niet hersteld. Dit heeft vermoedelijk te maken met de verminderde afdekking van het substraat door mosselen en de verminderde filtratie en pseudofaecesproductie, waarbij slib wordt vastgezet en de bodem steviger wordt. Dit betekent dat na 1992/93 makkelijker resuspensie optreedt en dat vooral in de maanden januari – maart de zwevend stof gehalten sterk zijn toegenomen. Dit betekent nog hogere energieverliezen voor het wegwerken van slib tussen de algen en een hogere kans op verstikking door hersedimentatie. Daardoor treedt sinds 1992 elke winter verhoogde sterfte op, wat zich uit in het geringe aandeel van mosselen van meer dan een half jaar oud in de laatste jaren. Ondanks de toename van chlorofyl na 1992/93 wordt herstel van de populatie hierdoor bemoeilijkt.

Veranderingen in de samenstelling van de toplaag van het sediment zijn waarschijnlijk niet de rechtstreekse oorzaak van de mosselcrash geweest, maar hebben mogelijk de leefomstandigheden voor de mosselen verslechterd, waardoor de weerstand tegen calamiteiten verminderde. Aan de andere kant heeft de aanwezigheid van de mosselpopulatie de laterale (oostwaartse) verplaatsing van sediment waarschijnlijk vertraagd, en is deze verplaatsing na de crash versneld.

Door de afname van de mosselen zijn de natuurwaarden van het Markermeer, in het bijzonder de aantallen van internationaal belangrijke vogelconcentraties, sterk verminderd. Dit geldt niet alleen voor mosseletende watervogels, maar via het verslechterde doorzicht waarschijnlijk ook voor viseters en planteneters.

---

Bij de huidige morfologie en sedimentsamenstelling lijkt de kans op een blijvend, spontaan herstel gering. Wel is er elk jaar een omvangrijke broedval, zodat herstel na de juiste maatregelen zeker mogelijk moet zijn. Kunstmatig, stabiel herstel kan worden bewerkstelligd door een reductie van de slibvracht in het Markermeer, zodat de mosselen de aanwezige algen efficiënter kunnen benutten.



---

# 8 Aanbevelingen

---

## 8.1 Nader biologisch onderzoek

In deze studie zijn enkele aspecten van de gegevensbank nog niet goed uitgespit:

- a) De samenstelling van het fytoplankton. De voedselsituatie voor de mosselen kan bij gelijkblijvende chlorofylgehalten veranderen door een wijziging in de soortensamenstelling van de algen. Dit kan bijv. een aanvullende oorzaak zijn van het uitblijven van herstel. Ook is mogelijk de rol van blauwalgen toegenomen, gezien de combinatie tussen hogere chlorofylgehalten en lagere doorzichtwaarden. In het IJsselmeer is het doorzicht gedaald zonder dat een crash van de mosselpopulatie heeft plaatsgevonden. Hier hangt dit samen met een wijziging in het seizoenspatroon van doorzicht en chlorofyl, die waarschijnlijk op zijn beurt samenhangt met een verandering in de soortensamenstelling.
- b) De groeisnelheid van de mosselen in het Markermeer in relatie tot wintersterfte. Uit de studie komt toegenomen wintersterfte als cruciale factor naar voren. In principe kunnen de kleine afmetingen van de mosselen ook verklaard worden door zeer sterk vertraagde groei. Dit kan onderzocht worden door studie van de jaarringen van de verzamelde mosselen en door het monitoren van sterfte, lengteverdeling en conditie in de loop van een winterseizoen, in relatie tot weersomstandigheden.
- c) De conditie van de mosselen in het IJmeer. Hoewel de lengteverdeling vergelijkbaar is met die in de rest van het Markermeer zou de conditie beter kunnen zijn in verband met de veel lagere zwevend slib gehalten. Materiaal uit het najaar van 2002 is beschikbaar maar is nog niet geanalyseerd.
- d) De gevolgen van de mosselcrash voor de overige biota. Met name de gevolgen op de verspreiding van viseters als de Aalscholver zijn van belang, omdat door veranderende predatiedruk ook de samenstelling en verspreiding van het visbestand kan veranderen, met aanvullende consequenties voor het voedselweb, maar ook voor bijv. de commerciële visserij. Dit kan onderzocht worden door een studie van veranderingen in de ruimtelijke verspreiding van de vogels en door modelstudie van de effecten daarvan op de visstand (PISCATOR).

Een nadere studie van deze aspecten geeft meer inzicht in de oorzaken achter de verslechtering van de waterkwaliteit in beide meren, de gevolgen van de mosselcrash en de herstelkansen. Alvorens met kostbare slib-reducerende maatregelen aan te vangen is het raadzaam althans enkele van de bovengenoemde vragen te beantwoorden (wintersterfte, algen-samenstelling).

## 8.2 Aanpak van slib

Door de combinatie van relatief lage algenconcentraties en hoge zwevend slib gehalten was de voedselsituatie voor mosselen al voor de crash slecht in relatie tot andere meren. Daardoor zijn de mosselen in het Markermeer

---

gevoelig voor calamiteiten zoals stormwinters. Uit het verloop van de waterkwaliteitsparameters sinds de crash blijkt dat het systeem niet de veerkracht bezit die nodig is voor spontaan herstel, i.e.g. op korte en middellange termijn. Deze situatie kan alleen verbeteren door vermindering van de hoeveelheid zwevend slib of het verminderen van de gevoeligheid van het slib voor opwerveling. Daarvoor zijn een aantal maatregelen denkbaar:

- a) Het verwijderen van slib door baggeren of zuigen.
- b) Het verwijderen van slib m.b.v. doorspoeling, circulatie met IJsselmeer.
- c) Immobilisatie van slib door compartimentering van (delen van) het meer.
- d) Immobilisatie van slib door afdekken met grover materiaal.
- e) Immobilisatie van slib door verdieping van het meer, zo mogelijk in samenhang met vaargeulonderhoud en zandwinning uit te voeren.
- f) Immobilisatie van slib door het wegvangen in de dalen van een netwerk van verdiepingen en verondiepingen.
- g) Immobilisatie door verhoging van het winterpeil.

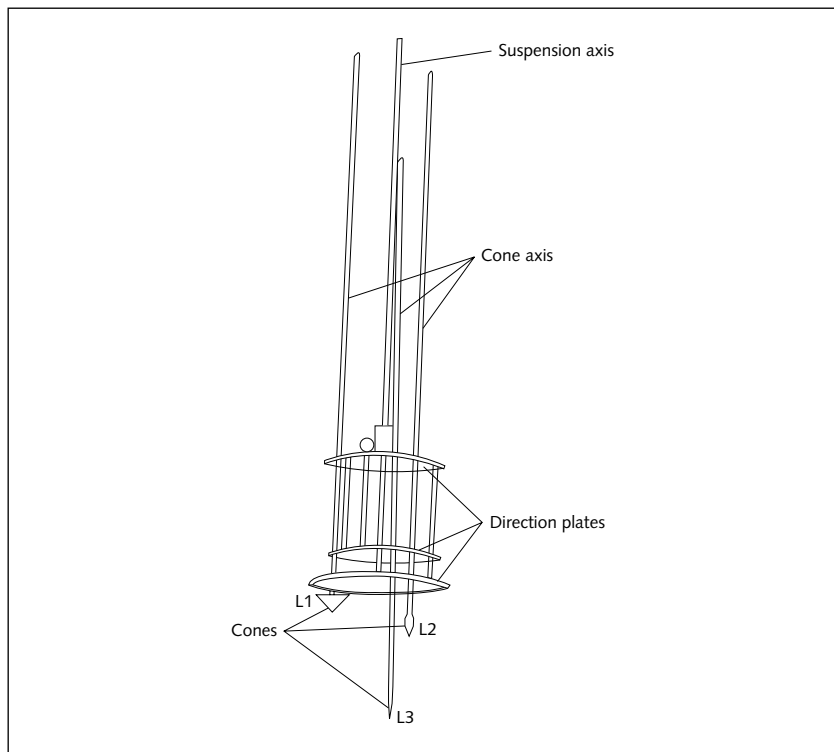
Met behulp van modelstudies (het model STRESS-2D) zijn in het verleden simulaties uitgevoerd van het effect van verdiepingen in het Markermeer op onder meer slibgehalten en doorzicht (Vermij *et al.* 1992). Daaruit kwam naar voren dat voor een reductie van 50% in de slibopwerveling ongeveer 65% van het Markermeer verdiept moest worden. Wel waren er volgens deze simulaties lokale positieve effecten van verdiepingen tot 4 meter, met een uitstralingseffect van 3 tot 6 keer het oppervlak van de put. Verdieping tot grotere diepten had weinig aanvullend effect. Ook verhoogde doorspoeling met water uit het IJsselmeer is met hetzelfde model doorgerekend (van Duin 1992). Volgens deze simulatie was het effect van een zodanige doorspoeling dat de verblijftijd van het Markermeer nagenoeg werd gehalveerd, op het zwevend stof gehalte nihil. Het model STRESS-2D is inmiddels echter verouderd en niet meer in gebruik, en het bevatte bovendien een aantal discutabele aannames. Daarnaast zijn de omstandigheden in het Markermeer sinds het gebruik van dit model door de crash van de mosselpoplatie sterk veranderd. Uit de bevindingen van Lammens (1998, 1999) en uit dit rapport lijkt naar voren te komen dat filtratie door Driehoeksmosselen een limiterende factor is geweest voor de fytoplanktongroei en dat daarom het niet betrekken van deze factor in de modellering een belangrijke omissie is. Er zijn dus nieuwe modelberekeningen nodig, en in feite dus ook een nieuw, of ten minste aangepast model. Ook andere gesuggereerde maatregelen zoals compartimentering en peilverhoging zouden op deze manier bestudeerd moeten worden.

Bij lokale toepassing van verdiepingen is een goede kennis van de ruimtelijke variatie in eigenschappen van de toplaag belangrijk om te bepalen waar dergelijke maatregelen het meest effectief zijn. Voor de mosselen gaat het daarbij naast de samenstelling van de toplaag vooral om de sterkte (slapheid), waarover de bestaande bodemkarteringen geen informatie geven. Deze factor kan als volgt worden bestudeerd:

Bij de opwerveling van slib is de morfologie van het Markermeer van groot belang. Slib is niet homogeen over het meer verdeeld, maar lijkt zich te concentreren in de diepere delen van het Markermeer. Daarnaast zal de bodem van het Markermeer niet overal een even grote sterkte bezitten. Dit betekent dat zowel het moment van opwerveling van slib door windgolven als de hoeveelheid slib die zal worden opgewerveld lokaal sterk kunnen verschillen. Vervolgens hangt het succes van eventuele maatregelen/

ingrepen sterk af van locatie specifieke bodemeigenschappen. Voor een juiste opzet van uit te voeren maatregelen/ingrepen is het van groot belang meer inzicht te verkrijgen over de aard van de toplaag in relatie tot de topografie/morfologie van het meer. Dat kan door de aard en sterkte van de toplaag te inventariseren d.m.v. de Penetrometer (figuur 8.1). De Penetrometer is met succes in enkele hongaarse meren toegepast. Dit zeer eenvoudige instrument bestaat uit een aantal staven met verschillende conussen. Afhankelijk van de vorm en de zwaarte zal iedere conus tot een bepaalde diepte de bodem indringen. Deze indringingsdiepte kan vervolgens omgezet worden in relatieve bodemsterkte en bijbehorende dikte van de bewuste bodemlaag. Per locatie wordt de Penetrometer overboord gezet en afgelezen. Door middel van ruimtelijke interpolatie kan een gebiedsdekkende kaart van de bodemsterkte en de dikte van de bijbehorende sliedlagen gemaakt worden.

.....  
**Figuur 8.1**  
De Penetrometer met drie verschillende conussen



### 8.3 Eindvoorstel

Op grond van het voorgaande wordt voorgesteld in voorbereiding op het nemen van maatregelen tot herstel van de mosselpopulatie het onderstaande vervolgonderzoek uit te voeren:

1. Nadere analyse van algensamenstelling.
2. Veldstudie van de winteroverleving van de mosselen in relatie tot zwevend stof en wind.
3. "State of the art" studie naar het effect van diepe putten op sliedopwerveling en ecologie.
4. Modelstudies naar mogelijke effecten van compartimentering, peilverhoging e.d.
5. Veldkartering naar de slapheid van de toplaag van de bodem in het Markermeer.

---

---

## 9 Literatuur

---

- Brongers I. 1999. Inventarisatie Driehoeksmosselen IJsselmeer. RDIJ rapport 99-9, Lelystad.
- Brongers I. 2001. Inventarisatie Driehoeksmosselen Markermeer. RDIJ rapport 2001-4, Lelystad.
- Buijse A.D. & W. Dekker 1996. Uncertainty in fish stock assessment based on bottom trawl surveys in Lake IJsselmeer. In: Cowx I.G. (ed.), Stock assessment in inland fisheries. Fishing News Books, Oxford.
- Dekker W. & L. Schaap 1996. Het voedsel van blankvoorn, brasem en bot in het IJsselmeer. RIVO-DLO rapport C038/96, IJmuiden.
- Dick J.T.A. & D. Platvoet 2000. Invading predatory crustacean *Dikergammarus villosus* eliminates both native and exotic species. Proc. Royal Society Lond. 267: 977-983.
- van Duin E.H.S. 1992. Sediment transport, light and algal growth in the Markermeer. A two-dimensional water quality model for a shallow lake. Proefschrift L.U.Wageningen.
- van Eerden M.R. 1997. Patchwork. Patch use, habitat exploitation and carrying capacity for water birds in Dutch freshwater wetlands. Proefschrift R.U.Groningen, Van Zee tot Land 65, RDIJ, Lelystad.
- Houwing E.J., G. Blom & D. Ludikhuizen 1997. Effecten van de aanleg van een slibdepot in het IJmeer op waterbeweging, slibtransport en eutrofiering. RIZA werkdocument, 97.113X.
- Hulsegge W. 2001. Afname van de Driehoeksmossel in het Markermeer. RDIJ rapport 2001-22, Lelystad.
- Huynen C.I.J. & C.H.M. Koenjer 1998. Monitoring driehoeksmosselen in het zuidelijk deel van het Markermeer. RDIJ werkdocument 97-2, Lelystad.
- Koeman R.P.T., G.J. Berg & P. Esselink 2001. Bestandsopname van de Driehoeksmossel in het IJsselmeergebied in 2000. Bepaling van de lengte-frequentieverdeling en biomassa. Koeman en Bijkerk bv, rapport 2001-23, Haren.
- Koeman R.P.T., F.M. Zant & P. Esselink 2000. Bestandsopname van de Driehoeksmossel in het IJsselmeergebied in 1999. Bepaling van de lengte-frequentieverdeling en biomassa. Koeman en Bijkerk bv, rapport 2000-10, Haren.
- Lammens E. 1998. Het voedselweb van IJsselmeer en Markermeer. Trends, gradiënten en stuurbaarheid. RIZA rapport 98.003, Lelystad.

- 
- Lammens E. 1999. Het voedselweb van IJsselmeer en Markermeer. Veldgegevens, hypothesen, modellen en scenario's. RIZA rapport 99.008, Lelystad.
- de Leeuw J.J. 1997. Demanding Divers. Ecological energetics of food exploitation by diving ducks. Proefschrift R.U.Groningen, Van Zee tot Land 61, RDII, Lelystad.
- de Leeuw J.J. & M.R. van Eerden 1995. Duikeenden in het IJsselmeergebied. Herkomst, populatie-structuur, biometrie, rui, conditie en voedselkeuze. Flevovericht 373, RDII, Lelystad.
- de Leeuw J.J., E.M. Hartgers & D. Sluis 2000. Visstand en visserij van het IJsselmeer en Markermeer: de toestand in 1999. RIVO-DLO, rapport C012/00, IJmuiden.
- de Leeuw J.J., W. Dekker & D.J. Sluis 2002. Vismonitoring IJsselmeergebied en Markermeer in 2001. RIVO-DLO, rapport C029/02, IJmuiden.
- Lenselink G. & U. Menke 1995. Geologische en bodemkundige atlas van het Markermeer. RWS, Directie IJsselmeergebied, Lelystad.
- Meijer M-L., R. Portielje, R. Noordhuis, W. Joosse, M. van den Berg, B. Ibelings, E. Lammens, H. Coops & D. van der Molen 1999. Stabiliteit van de Veluwerandmeren. RIZA rapport 99.054, Lelystad.
- Noordhuis R. 1997. Biologische Monitoring Zoete Rijkswateren: watersysteemrapportage Randmeren. RIZA rapport 95.003, Lelystad.
- Noordhuis R. 2000. Biologische Monitoring Zoete Rijkswateren: watersysteemrapportage IJsselmeer en Markermeer. RIZA rapport 2000.050, Lelystad.
- Noordhuis R. & J. van Schie 2001. Conditie van Driehoeksmosselen in het IJsselmeergebied in 2001. RIZA rapport 2001.188x, Lelystad.
- Portielje R., R. Noordhuis & M-L. Meijer 2001. Waterkwaliteit van de Zuidelijke Randmeren (Eem- en Gooimeer) 1990-1999. BEZEM deelrapport 1. RIZA rapport 2001.018, Lelystad.
- Reeders H.H. 1989. De Driehoeksmossel en actief biologisch beheer. In situ metingen van de filtratie-snelheid in het Wolderwijd – 1988. DBW/RIZA nota 89.030, Lelystad.
- Reeders H.H. & A. bij de Vaate 1992. Bioprocessing of polluted suspended matter from the water column by the zebra mussel (*Dreissena polymorpha* Pallas). *Hydrobiologia* 239: 53-63.
- Reeders H.H., A. bij de Vaate & F.J. Slim 1989. The filtration rate of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) in three Dutch lakes with reference to biological water quality management. *Freshwater Biology* 22: 133-141.
- RDII 2001. Beheersverslag Rijkswateren IJsselmeergebied 1998/1999. RDII-rapport 2001-19, Lelystad/ De Straat Milieu-adviseurs bv, Delft.

- 
- van Rijn S. & M. van Eerden 2003. Aalscholvers in het IJsselmeergebied: concurrent of graadmeter? Vogels, vissen en visserij in duurzaam evenwicht. RIZA rapport 2001.058, Lelystad.
- Scheffer M. 1989. Alternative stable states in eutrophic shallow freshwater systems: a minimal model. *Hydrobiol. Bull.* 23: 73-85.
- Scheffer M., S.H. Hosper, M-L. Meijer, B. Moss & E. Jeppesen 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trend Ecol. Evolut.* 8: 275-279.
- van Soest R.W.M. 1970. Aspecten van de oecologie van de Driehoeksmossel, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (Lamellibranchiata) in het IJsselmeer. Doctoraalscriptie.
- bij de Vaate A. 1982. Schatting van de jaarlijkse produktie van Driehoeksmossels (*Dreissena polymorpha*) in het IJsselmeer, Markermeer en IJmeer. RIJP werkdocument 1982-20 Abw, Lelystad.
- bij de Vaate A. 1991. Distribution and aspects of population dynamics of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), in the lake IJsselmeer area (The Netherlands). *Oecologia* 86: 40-50.
- bij de Vaate A. 2003. Degradation and recovery of the freshwater fauna in the lower sections of the rivers Rhine and Meuse. Proefschrift Universiteit Wageningen.
- Vermij S.G., G. Blom, E. van Donk & E.H.S. van Duin 1992. De invloed van slibgehalte en waterbodemverdiepingen op zoöplanktonproductie in het Markermeer. RWS Directie Flevoland, werkdocument 1992-24 Lio.
- van der Wal R.J. 1979. De Driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) in het IJsselmeer. Doctoraalscriptie Univ. Amsterdam.

---



---

# 10 Verantwoording

---

Dit rapport is samengesteld in opdracht van Rijkswaterstaat Directie IJsselmeergebied, naar aanleiding van signalen die naar voren kwamen tijdens het opstellen van het tweede MWTL watersysteemrapport IJsselmeer en Markermeer (Noordhuis 2000). Verantwoordelijke projectleider bij RDIJ was Sophie Lauwaars, met ondersteuning van Roel Doef, Has Willet, Gert Butijn en Hans Vos.

In dit rapport is een zeer grote hoeveelheid data samengebracht, waarmee vervolgens een zeer complex netwerk van interacties is gereconstrueerd. Zowel bij het verzamelen van de data als bij de interpretatie is danook een groot aantal mensen betrokken geweest. Veel van de data zijn afkomstig uit het MWTL programma en het regionale meetnet van RDIJ, beide vaak verzameld door de Meetdienst. Voor de mosselgegevens is veelvuldig gebruik gemaakt van de rapportages van I. Brongers van de Meetdienst van RDIJ, aangevuld met de gegevens van Bram bij de Vaate uit 1981. John van Schie verrichtte het grootste deel van het mosselveldwerk in 2001 en 2002 en de bijbehorende verwerking. Eveneens cruciaal waren de vogeltellingen, uitgevoerd door RIZA afd. IHW, onder verantwoordelijkheid van Mennobart van Eerden. De weersgegevens zijn afkomstig van het KNMI. Behalve de opdrachtgevers voorzagen Paul Boers, Marcel van den Berg en Mennobart van Eerden eerdere concepten van commentaar en ook Rob Portielje, Eddy Lammens, Bram bij de Vaate, Hugo Coops en diverse toehoorders van een dia-presentatie over de inhoud van dit rapport, droegen in discussies bij tot de theorievorming. Al deze mensen worden op deze plaats van harte bedankt.

---

---

# Bijlagen

---

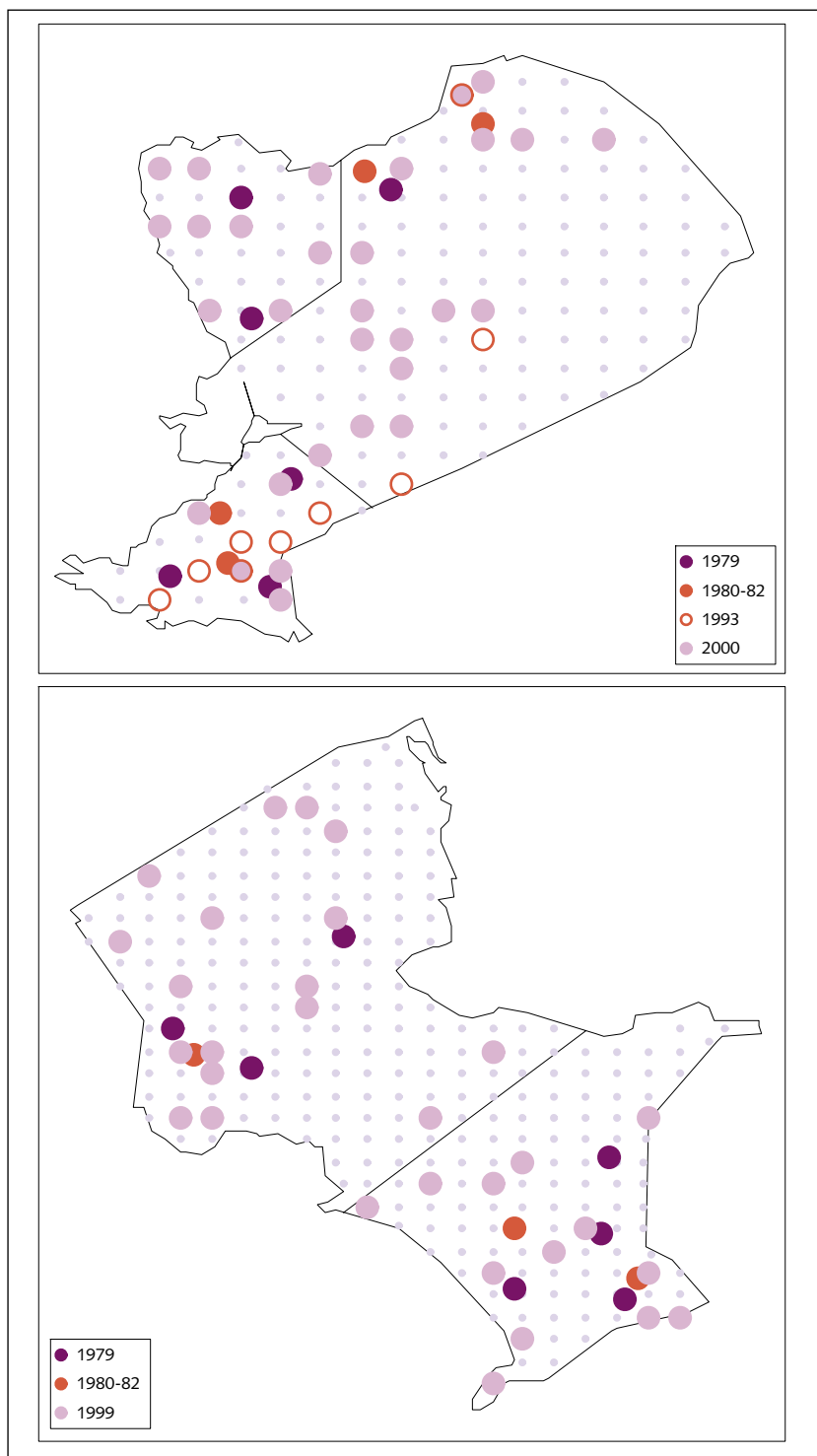
---

## Bijlage 1.

---

.....

Locaties mosselkarteringen MWTL, locaties van mosselen gebruikt voor bepaling van de lengte frequentieverdeling en de op grond daarvan bepaalde scheidingen tussen de populaties van IJmeer, Hoornsche Hop en overig Markermeer (a) en de noordelijke en zuidelijke IJsselmeerpopulatie (b).



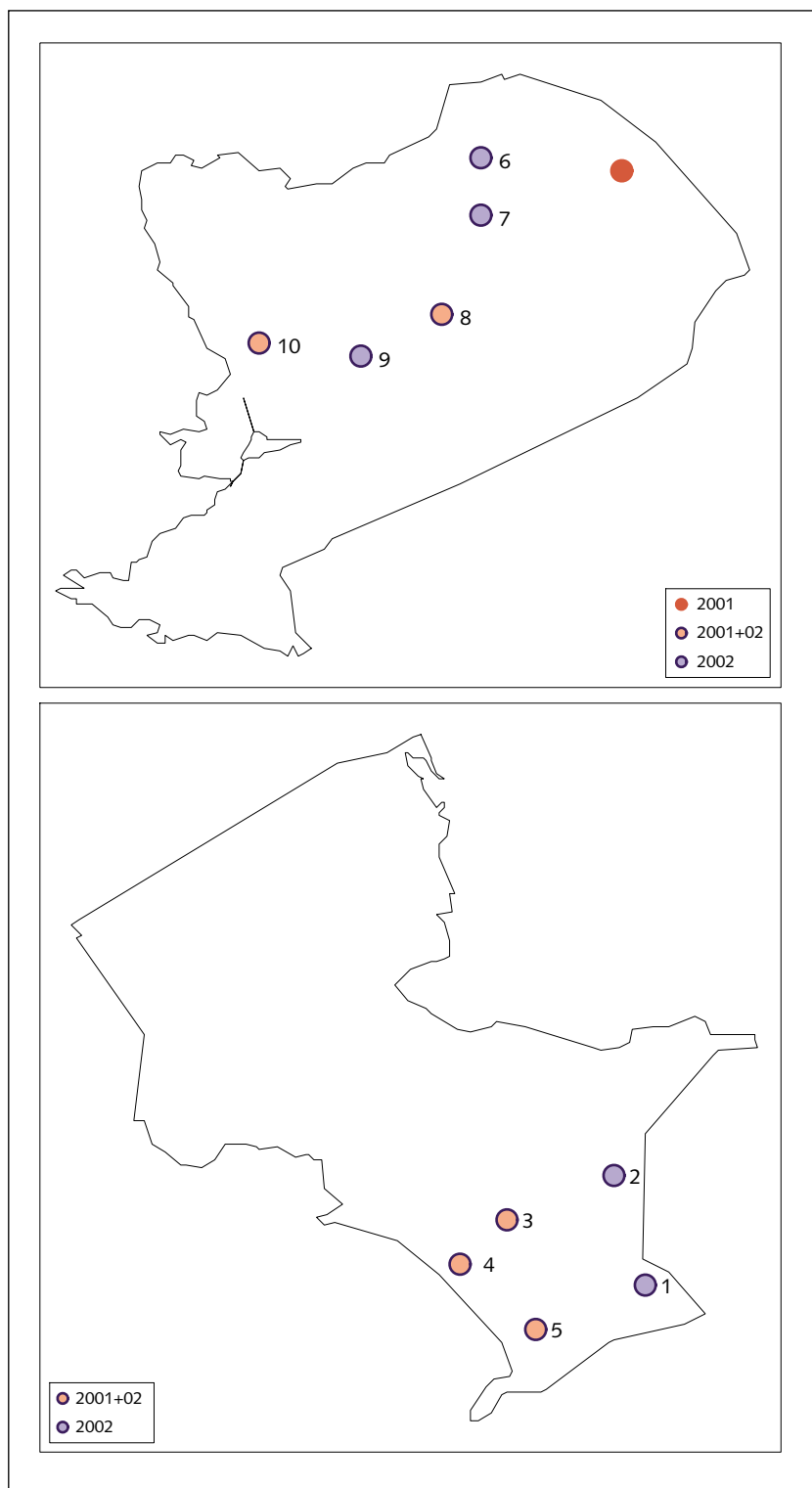
---

---

## Bijlage 2.

---

Locaties van monsters voor bepalen van lengteverdeling en conditie van de mosselen in oktober 2001 en oktober 2002.



---

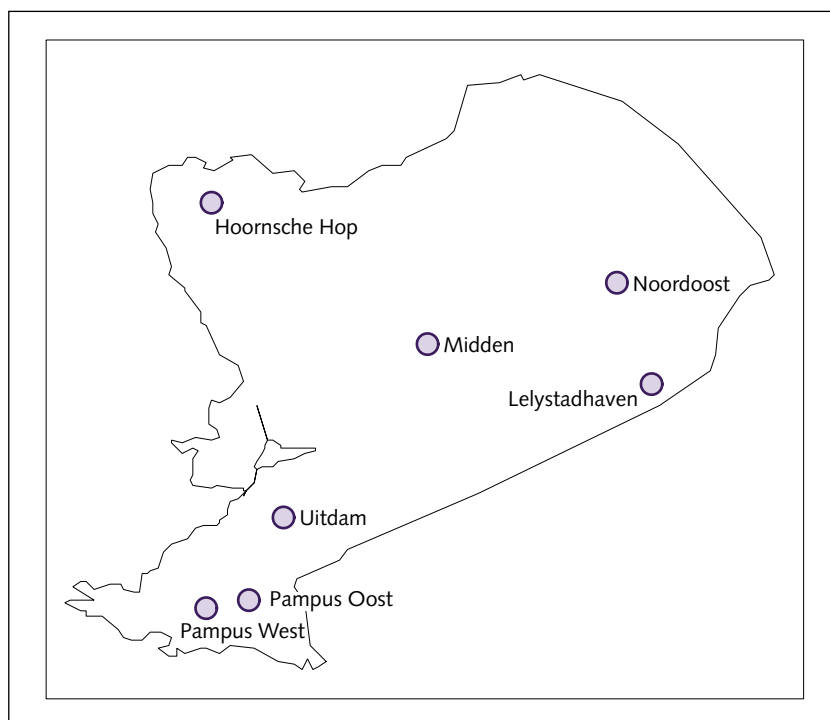


---

## Bijlage 3

---

A) Locaties van de voor deze studie gebruikte meetpunten voor waterkwaliteitsparameters in het Markermeer en voorbeeld van de mate waarin per meetpunt gegevens beschikbaar zijn: aantal metingen van chlorofylgehalten per meetpunt per zomer- en winterhalfjaar.



B) (Pagina 112) Aantal metingen van chlorofyl dat beschikbaar is per zomer- en winterhalfjaar voor alle locaties in het Markermeer sinds 1972. Nog afgezien van de verandering in analysemethode rond 1986 is van geen enkele locatie een continue reeks van zowel zomer- als winterwaarden sinds de jaren zeventig beschikbaar. Getallen voor het winterhalfjaar zijn recent nagenoeg alleen op de locatie Markermeer-midden verzameld.

	Midden	Uitdam	Oostv aardersplassen	Ielystadhaven	Noordoost	Hoornsche Hop	Edam	Kuil van marken	Oosterleek	Gouwee	krabbersgat Zuid	broekhoven	Pampus West	Pampus Oost
1972 winter														
1972 zomer														
1973 winter														
1973 zomer														
1974 winter														
1974 zomer														
1975 winter						2		2						
1975 zomer						7		7						
1976 winter		4			2	5	2	5	2	2				
1976 zomer		13			7	7	7	7	7	8				
1977 winter		10			6	6	6	6	6	6				
1977 zomer		6			6	6	6	6	6	6				
1978 winter		5	2		4	5	5	5	5	5			4	
1978 zomer		6	6		6	6	6	6	6	6			13	
1979 winter		4	4		4	4	4	4	4	4			8	
1979 zomer		6	6		6	6	6	6	6	6			12	
1980 winter		5	5		5	5	5	5	5	5			11	
1980 zomer		5	5		5	5	5	5	5	5			12	
1981 winter		6	6		6	6	6	6	5	6			14	
1981 zomer		6	6		6	6	6	6	6	6			13	
1982 winter	1	3	2		4	4	2	2	3	4			5	3
1982 zomer	7				7	7				7				6
1983 winter	6				6	6				6				6
1983 zomer	7				7	7				7				6
1984 winter	6				7	7				7				6
1984 zomer	7				6	7				7				5
1985 winter	4				3	3				3				4
1985 zomer	6				6	6				6				6
1986 winter	1													4
1986 zomer	7				6	6				5				7
1987 winter	3				3	3				1				5
1987 zomer	12				11	12				12				7
1988 winter	8				5	5				6				6
1988 zomer	7				7	6								7
1989 winter	6													6
1989 zomer	6				6	3				6				7
1990 winter	6													6
1990 zomer	7					1				6				6
1991 winter	3					5								5
1991 zomer	7					7				7				6
1992 winter	9					1				5				8
1992 zomer	13					6				13				13
1993 winter	10			3		3				9	3			7
1993 zomer	7			7		7				7	6			4
1994 winter	5			5		5				5	8			6
1994 zomer	6			6		6				6	6			7
1995 winter	7			5		6				4	1			4
1995 zomer	6			6		6				6	2			7
1996 winter	5			1		1				1				3
1996 zomer	10			4		4				4		2		4
1997 winter	4			1		1				1		1		1
1997 zomer	10			5		3				2		3		2
1998 winter	6													
1998 zomer	8			2		2				2		2		2
1999 winter	6													
1999 zomer	9													
2000 winter	6													1
2000 zomer	5			7		7				7		8		6
2001 winter	4													1
2001 zomer	10			6		6				6		6		5
2002 winter	6													
2002 zomer	8			7		6				7		7		14

Aantal beschikbare metingen per half jaar

Blauw: andere analysemethode dan nadien, om te rekenen door vermenigvuldiging met 0.67

Geel: door geleidelijk veranderende analysemethoden niet om te rekenen